# ANATOMISCHE HEFTE.

ERSTE ABTEILUNG.

## ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

53. BAND (159., 160/161. HEFT).

# ANATOMISCHE HEFTE.

BEITRÄGE UND REFERATE

ZUR

# ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.




UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

**FR. MERKEL** UND **R. BONNET**
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN BONN.

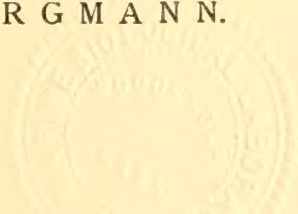
ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

53. **BAND** (159., 160/161. HEFT).

MIT 22 TAFELN UND 74 TEXTFIGUREN.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1915/16.



Nachdruck verboten.
Das Recht der Übersetzung in alle Sprachen, auch ins Russische und Ungarische, vorbehalten.

Druck der Königl. Universitätsdruckerei H. Stürtz A. G., Würzburg.

# Inhalt.



18794

Aus dem anatomischen Institut der Universität Upsala.

# BEITRÄGE

ZUR

# KENNTNIS DER ENTWICKELUNG DES DUCTUS ENDOLYMPHATICUS BEI DEM MENSCHEN UND EINIGEN WIRBELTIEREN.

VON

GÖSTA FINEMAN.

*Mit 135 Abbildungen auf den Tafeln 1—11.*

# Inhaltsverzeichnis.

# Einleitung.

Schon seit der Zeit, da der Italiener Dominico Cotugno den Aquaeductus vestibuli entdeckte, welchen er in seiner 1761 in Neapel publizierten Arbeit, „Dissertatio de aquaeductibus auris humanae internae“, beschreibt, ist dieser Gang Gegenstand eifriger Untersuchungen vieler Forscher geworden. Ein Teil zeitgenössischer und in den folgenden Jahrzehnten lebender Anatomen suchten die gemachte Entdeckung zu bestätigen, aber ihre Untersuchungen führten zu dem Ergebnis, dass sie Cotugnos Auffassung nicht anerkennen konnten, sondern den Aquaeductus vestibuli nur als einen Durchgang für eine Vene, einen soliden Bindegewebestrang usw. ansahen.

Erst in den Jahren 1850, 1860 und 1870, da die Studien über das Labyrinth durch Reissner, Remak, Böttcher, Retzius, Hasse und mehrere teilweise auf embryologischen Untersuchungen beruhende Arbeiten, durch besser entwickelte Untersuchungsmethoden unterstützt, betrieben wurden, kam man zu einer klareren Auffassung des Aquaeductus vestibuli oder, wie dieser Kanal nach Hasse benannt wurde, Ductus endolymphaticus.

Auf Grundlage dieser eben genannten und noch anderer Forscher embryologischen Untersuchungen entwickelte sich unter den letzten Jahrzehnten eine besonders lebhafte Tätig-

keit verschiedener Verfasser, die zu erforschen versuchten, von wo aus der Ductus endolymphaticus seinen Ursprung nimmt, und auf welche Weise er sich weiter entwickelt. Diese Arbeiten wurden bedeutend erleichtert durch die mehr und mehr vollendeten Untersuchungsmethoden, unter welchen besonders Borns Rekonstruktionsmethode genannt werden muss, durch welche man ein beinahe vollkommen anschauliches Bild des Aussehens eines Organs unter den verschiedenen Entwickelungsperioden erhalten kann.

Diese Untersuchungen ergaben zwei verschiedene Auffassungen über den Ursprung des Ductus endolymphaticus, von denen die eine behauptet, dass der Ductus ein Überbleibsel des Teiles der primitiven Gehörblase sei, welcher die Wand mit dem Ectoderm vereinigt, also des sogenannten Stieles, oder dass er seine Matrix an dem Platze habe, an welchem die Abschnürung vom Ectoderm stattgefunden hat.

Die andere Auffassung lässt ihn aus einer selbständigen Aus- oder Einstülpung der Gehörblasenwand entstehen.

Um diese zwei Auffassungen näher zu beleuchten, habe ich umfassende Studien über die frühesten Entwickelungsstadien der Embryos des Menschen und einiger Arten der Wirbeltiere angestellt. Das Ergebnis dieser Untersuchungen will ich in dieser Arbeit darlegen.

Die von mir gemachten Untersuchungen gründen sich auf Rekonstruktionsmodelle, welche nach Bornscher Wachsplattenmethode aufgebaut wurden nach Zeichnungen fortgesetzter Serienschnitte von sehr gut konservierten Embryos des Menschen und verschiedener Arten der Wirbeltiere. Vollständiges Verzeichnis aller dieser Embryos befindet sich unter „Erklärung der Figuren“ S. 73. Der grösste Teil der angewandten Schnittserien gehört den reichhaltigen Sammlungen des anatomischen Instituts in Upsala an und wurde mir aufs liebenswürdigste von Herrn Professor Dr. J. A. Hammar zur Verfügung gestellt.

Die nachfolgenden Embryos wurden mir von ihren Besitzern zur Bearbeitung überlassen, wofür ich mich ihnen zu grossem Danke verpflichtet fühle:

Menschenembryo, 4 mm, Geh. Med.-Rat Prof. Dr. Strahl, Giessen;

Menschenembryo, 5,3 mm, Prof. Dr. Keibel, Strassburg im Elsass;

Menschenembryo, 4,5 mm, Prof. Dr. Müller, Stockholm;

Menschenembryo, von unbekannter Länge, Prof. Dr. E. Holmgren, Stockholm;

Menschenembryo, 8 mm, Geh. Med.-Rat Prof. Dr. Gasser, Marburg;

Lepidosteus osseus-Embryo, 3,5 mm, Prosektor Dr. med. Veit, Marburg;

Lepidosteus osseus-Embryo, 5 mm, Prosektor Dr. med. Veit, Marburg.

Die angewandte Vergrösserung war im allgemeinen 125 : 1, eine Vergrösserung, die auch mit wenigen Ausnahmen für die Schnittzeichnungen, die auf den Tafeln 8—11 wiedergegeben sind, angewandt wurde. Eine Ausnahme davon machen die folgenden Schnittzeichnungen:

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Taf. 10. | Fig. 12 a. | Embr. v. Lepidosteus osseus, | 8,5 mm, | 200 : 1. |
| Taf. 10. | Fig. 12 b. | „ „ „ „ | 8,5 „ | 500 : 1. |
| Taf. 10. | Fig. 14 b. | „ „ „ „ | 11 „ | 300 : 1. |
| Taf. 10. | Fig. 15 b. | „ „ „ „ | 20,5 „ | 300 : 1. |
| Taf. 10. | Fig. 16 b. | Embryo von Salmo iridis, | 28 Tage, | 500 : 1. |
| Taf. 10. | Fig. 18 b. | „ „ „ „ | 32 „ | 300 : 1. |
| Taf. 11. | Fig. 20 b. | „ „ „ „ | 42 „ | 300 : 1. |

Die Photographien der Modelle auf den Tafeln 1—7 betragen $^{2}/_{3}$ von der Grösse der Modelle.

Die einzelnen Schnitte der Schnittserien sind, ein paar ausgenommen, im Querschnitt ausgeführt und haben eine Dicke von 12 $\mu$ mit Ausnahme folgender Embryos:

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Mensch, | | 4 mm, | Schnittstärke | 15 μ |
| ,, | | 5,3 ,, | ,, | 10 μ |
| ,, | | 4,5 ,, | ,, | 10 μ |
| ,, | | unbekannte Länge, | ,, | 8 μ |
| ,, | | 8 mm (Gasser) | ,, | 8 μ |
| Kaninchen, | | 8, | ,, | 6 μ |
| ,, | (Nr. 1), | 3 mm, | ,, | 10 μ |
| ,, | (Nr. 2), | 3 ,, | ,, | 10 μ |
| ,, | (D), | 4,5 ,, | ,, | 10 μ |
| ,, | | 5 ,, | ,, | 15 μ |
| Frosch, | | 3,5 ,, | ,, | 10 μ |
| Lepidosteus osseus, | | 3,5 ,, | ,, | 5 μ |
| ,, | ,, | 5 ,, | ,, | 7,5 μ |

Da sich meine Untersuchungen nur auf die Entwickelung des Ductus endolymphaticus in seinen Anfängen beziehen, habe ich dieselbe im allgemeinen bei allen Arten an dem Zeitpunkte abgeschlossen, wo sich der Ductus endolymphaticus vom Labyrinth deutlich abgegrenzt hat.

## 1. Die Entwickelung des Ductus endolymphaticus beim Menschen.

Embryo, 3,4 mm. Taf. 1, Fig. 1. N.-T. Tab. 9.

Die Labyrinthanlage ist an beiden Seiten oval, eiförmig mit grösstem Durchschnitte in dorsoventraler Richtung. Mittels eines epithelialen Stranges, „Stiel" (Taf. 8, Fig. 1), steht sie noch in Verbindung mit dem Ectoderm. Diese Verbindung misst im Durchschnitte dorso-ventral 24 μ und liegt 60 μ von dem dorsalen Ende, 72 μ von dem ventralen. Der Stiel der linken Anlage hat dorso-ventral einen Durchschnitt von 48 μ und liegt 36 μ von dem dorsalen und 72 μ von dem ventralen Ende. Die Ectodermverbindung geht von der lateralen Fläche der Labyrinthanlage aus nahe dem caudalen Rande.

Untersucht man die Ectodermverbindungen in 500 maliger Vergrösserung, findet man, dass die rechte ein solider, epithelialer Strang ist, während dagegen die linke in ihrer Mitte einen kleinen, feinen Kanal besitzt, der das Innere der Labyrinthanlage mit der Oberfläche verbindet, an der man eine kleine deutliche Einsenkung des Ectoderms beobachtet, die äussere Mündung des Kanales angebend. Eine Anlage des Ductus endolymphaticus kann man weder auf der einen, noch auf der anderen Seite entdecken.

Embryo, 4 mm. Taf. 1, Fig. 2. N.-T. Tab. 10.

Die Labyrinthanlage hat beiderseits die Form eines liegenden Eies mit dem spitzigen Ende cephalo-ventral, dem breiteren caudal und ist in dorso-ventraler Richtung etwas abgeplattet. Die rechte steht in ihrem latero-dorsalen Teile in Verbindung mit dem Ectoderm mittels eines dorso-ventral 30 μ messenden, epithelialen Stranges, der 15 μ ventral von dem dorsalen Ende beginnt. An der linken Labyrinthanlage, welche vom Ectoderm vollständig abgeschnürt ist, befindet sich noch ein von der lateralen Wand ausgehender, kleiner Epithelzapfen, ein Rest der früheren Verbindung mit dem Ectoderm. Dorso-ventral 30 μ messend, ist er von dem dorsalen Ende 60 μ und von dem ventralen 90 μ entfernt. Eine Anlage des Ductus endolymphaticus findet sich nicht vor.

Embryo, 5,3 mm. Taf. 1, Fig. 3. N.-T. Tab. 16.

Die Labyrinthanlage hat an beiden Seiten eine langgestreckte, unregelmässig ovale Form und misst 400 μ in dorso-ventraler Richtung. Sie ist schon von dem Ectoderm vollständig abgeschnürt, aber von der ectodermalen Verbindung verbleibt noch ein Rest, der an der linken Seite ziemlich kräftig und zapfenförmig in das Mesoderm vom Ectoderm hineinschiesst, so dass er beinahe an die laterale Wand der Labyrinthanlage stösst, nur durch eine dünne Schicht Mesoderm davon getrennt. Dieser Rest beginnt ungefähr 50 μ von dem dorsalen

Ende und misst dorso-ventral 60 μ. Wo dieser Rest vom Ectoderm ausgeht, sieht man an der Oberfläche eine recht tiefe Einsenkung.

Auf der rechten Seite finden wir ungefähr das gleiche, nur dass der ectodermale Verbindungsrest in das Mesoderm nicht so tief hineinschiesst, dorso-ventral nur 20 μ misst und 70 μ von dem dorsalen Ende liegt. Das Epithel der lateralen Fläche der Labyrinthanlage, welches gerade gegenüber dem vom Ectoderm hineinschiessenden Verbindungsreste liegt, zeigt sich eben und ohne Erhöhung an der Oberfläche. Vielleicht kann man von einer kleinen Epithelverdickung an der lateralen Wand der linken Labyrinthanlage sprechen gerade gegenüber dem Teile von dem Verbindungsreste, der der Wand am nächsten liegt.

Deutlich entwickelte Anlage des Ductus endolymphaticus findet sich an beiden Seiten an dem dorsalen Ende der Labyrinthanlage, die recht kräftig zugespitzt ist.

Die drei oben beschriebenen Rekonstruktionsmodelle repräsentieren menschliche Embryos, deren Labyrinthanlage noch mittels eines epithelialen Stranges, solid oder mit einem feinen Kanale in dessen Innern, in Verbindung mit dem Ectoderm steht, oder wo Reste dieses Stranges sich vorfinden. Das erstere ist der Fall beim 3,4 mm Embryo an dessen beiden Seiten und beim 4 mm Embryo an der rechten Seite. Das letztere beim 4 mm Embryo an der linken Seite, wo das Überbleibsel der ectodermalen Verbindung an der lateralen Wand der Labyrinthanlage sich befindet, sowie beim 5,3 mm Embryo, wo die Labyrinthanlage schon an beiden Seiten abgeschnürt ist, ohne dass sich an der lateralen Wand Spuren von Verbindungsresten vorfinden, aber wo von den beiden Seiten des Ectoderms Verbindungsreste in das Mesoderm hineinschiessen.

Beim 3,4 mm Embryo hat die ectodermale Verbindung an beiden Seiten ihre Lage ungefähr in der Mitte der lateralen

Wand der Labyrinthanlage, beim 4 mm Embryo dagegen an der rechten Seite nahe dem dorsalen Ende, an der linken Seite ungefähr in der Mitte der lateralen Wand. Die ectodermalen Verbindungsreste beim 5,3 mm Embryo, welche nur vom Ectoderm in das Mesoderm hineinschiessen, beginnen resp. 50 μ und 70 μ ventral von dem dorsalen Ende der Labyrinthanlage.

Die Labyrinthanlage beim 5,3 mm Embryo zeigt an ihrem dorsalen Ende die Anlage des Ductus endolymphaticus, der also hier gleichzeitig zum Vorschein kommt, während sich noch ectodermale Verbindungsreste vorfinden. Bei den beiden anderen früheren Embryos kann eine Anlage des Ductus endolymphaticus noch nicht beobachtet werden.

Wir wollen nun der Entwickelung der Labyrinthanlage etwas weiter folgen, bis der Ductus endolymphaticus deutlich abgegrenzt ist.

Embryo, 4,5 mm. Taf. 1, Fig. 4. N.-T. Tab. 17.

Die beiderseitige, vom Ectoderm vollständig abgeschnürte Labyrinthanlage hat eine in dorso-ventraler Richtung langgestreckte, unregelmässig ovale Form, 440 μ lang. Der in N.-T. erwähnte dünne Strang, der die linke Labyrinthanlage mit dem Ectoderm verbinden soll, ist nicht vorhanden. Die mediale Fläche ist abgeplattet, irgend eine Differenzierung gibt es nicht. Vom Ductus endolymphaticus keine Spur weder an der einen, noch an der anderen Labyrinthanlage.

Embryo, 5 mm. Taf. 1, Fig. 5. N.-T. Tab. 20.

Die Labyrinthanlage, vom Ectoderm abgeschnürt, hat eine spulenförmige Gestalt und ist in dorso-ventraler Richtung 564 μ lang. Ihre mediale Fläche ist stark konkav, wogegen die laterale Wand sich ziemlich kräftig nach aussen wölbt. Ungefähr 144 μ ventral vom dorsalen Ende befindet sich an der lateralen Wand eine Einsenkung, eine cephalo-caudal gehende Furche, am deutlichsten an der rechten Labyrinthanlage, dort, wo die Wölbung der lateralen Wand beginnt. Der dorsal von dieser Furche

liegende Teil verschmälert sich rasch und ist die Anlage des Ductus endolymphaticus.

Embryo, 3 à 4 Wochen alt (Länge unbekannt). Taf. 1, Fig. 6.

An der lateralen Wand der Labyrinthanlage, deren mediale Fläche abgeplattet ist, bemerkt man eine beginnende Differenzierung. Eine deutliche Furche, kräftig entwickelt an dem dorso-caudalen Rande, trennt die sich in Entwickelung befindende, vertikale Bogengangstasche von der schon gut entwickelten Anlage des Ductus endolymphaticus, deren Länge bis zum vollständigen Übergang in den Saccus communis 200 μ beträgt.

Embryo, 8 mm. Taf. 1, Fig. 7. N.-T. Tab. 31.

Der Ductus endolymphaticus der Labyrinthanlage ist kräftig entwickelt und misst bis zum Eintritt in den Saccus communis ungefähr 352 μ. Mittels einer tiefen Furche ist er von der lateral liegenden, vertikalen Bogengangstasche getrennt.

Embryo, 8 mm. Taf. 1, Fig. 8. N.-T. Tab. 30.

Der Ductus endolymphaticus der Labyrinthanlage geht von der medialen Wand des Saccus communis aus und misst bis zu seinem Eintritt in denselben 228 μ. Er ist blasenförmig mit grösstem Diameter in cephalo-caudaler Richtung. Durch eine tiefe Furche ist er von der gut entwickelten, vertikalen Bogengangstasche getrennt. Die Labyrinthanlage ist übrigens sehr gut entwickelt, da sich schon deutlich die Anlagen der Bogengänge mit ihren Ampullen und der Schnecke erkennen lassen. Besonders möchte ich bemerken, dass die Anlage des horizontalen Bogenganges eine mehr vertikale als horizontale Richtung zeigt, indem er von der Ampulle dorso-caudal läuft.

Die zuletzt beschriebenen Embryos von 4,5 mm bis 8 mm Grösse repräsentieren Stadien, in welchen die Labyrinthanlage vom Ectoderm ganz abgeschnürt und nicht mehr der geringste Rest einer Verbindung mit dem Ectoderm zu sehen ist. 4,5 mm

Embryo zeigt ein Stadium, in dem sich keine Differenzierung an der Labyrinthanlage vorfindet, ebensowenig eine Anlage des Ductus endolymphaticus. Beim 5 mm Embryo ist dagegen der Ductus endolymphaticus von dem ventralen Teile der Labyrinthanlage deutlich abgegrenzt. Bei den übrigen Embryos zeigt die Labyrinthanlage einen kräftig entwickelten und von den anderen Labyrinthteilen abgetrennten Ductus endolymphaticus.

Mit der Abgrenzung des Ductus endolymphaticus von der übrigen Labyrinthanlage betrachte ich die für mein Thema notwendigen Untersuchungen als abgeschlossen. Ich möchte nur beifügen, dass meine Untersuchungen über die Entwickelung des Labyrinthes beim Menschen auch einen grossen Teil älterer Stadien umfassen, die ich bis zu 65 mm Embryo rekonstruiert habe. Alle morphologischen Beobachtungen anderer Verfasser bestätigten sich. Ich möchte nur etwas, die Bogengänge betreffend, zufügen.

Die beinahe vertikale Richtung, in welcher der horizontale Bogengang bei seiner Anlage geht, habe ich schon bei meiner Beschreibung des 8 mm Embryo (Taf. 1, Fig. 8) erwähnt. Während seiner weiteren Entwickelung nähert sich dieser Bogengang nach und nach seiner späteren, horizontalen Lage, die er aber beim 17,1 mm Embryo noch nicht ganz erreicht hat.

Der hintere, vertikale Bogengang zeigt bald nach seiner Anlage beim 10,3 mm Embryo die Eigentümlichkeit, dass der der Ampulle zunächst liegende Teil eine kleine, lateralwärts S-förmige Biegung einnimmt, ehe er in den vertikalen Bogen übergeht. Diese Eigentümlichkeit lässt sich bis zum 65 mm Embryo verfolgen.

Wie ich schon in der Einleitung andeutete, gab die Entwickelung des Ductus endolymphaticus beim Menschen während einer Folge von Jahren Anlass zu einer sehr lebhaften Polemik. Einige Verfasser, wie O. Hertwig, R. Krause u. a. verfochten die Auffassung, der Ductus endolymphaticus wäre als ein Überbleibsel der ectodermalen Verbindung der Labyrinthanlage anzusehen, während andere, wie Koelliker, Böttcher u. a. dieses verneinten und behaupteten, der Ductus endolymphaticus wäre eine selbständige Ausstülpung der Labyrinthanlage. Irgendwelche überzeugende Beweise für die Richtigkeit der einen oder anderen Auffassung wurden nicht vorgelegt, sondern man stützte sich nur auf komparative Untersuchungen der Säugetiere und Vögel oder auf Wahrscheinlichkeitsgründe.

Einer der ersten, der sich mit voller Bestimmtheit über die

Art der Entwickelung des Ductus endolymphaticus beim Menschen aussprach, war Streeter. In seiner Arbeit, „The development of the membranous labyrinth and the acustic and facial nerves in the human embryo", legt er das Ergebnis seiner eingehenden Untersuchungen über die Entwickelung der Labyrinthanlage bei verschiedenen menschlichen Embryos früher Stadien vor. Sein jüngstes Embryo hat eine Länge von 4,3 mm. Dessen Labyrinthanlagen sind vom Ectoderm vollkommen abgeschnürt, die Wände sind ganz gleichförmig in ihrem Aussehen und nirgends eine Andeutung des Ductus endolymphaticus. Streeter äussert folgendes (S. 144): „In the human embryo the endolymphatic appendage approaches in its development more nearly the type seen in amphibia than that in the chick. It is not developed until the epidermal stalk, if there ever is any such in man, has disappeared. Its anlage is formed by that portion of the vesicle wall just dorsal to the seam of closure, forming a rounded point on the dorsal edge of the vesicle, thus its tip cannot coincide with the point of detachment. Its situation is indicated by the external form before there is any apparent differentiation of the wall . . . ."

Diese Auffassung ist also vollkommen übereinstimmend mit dem, was Koelliker in seiner Arbeit, „Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere", ausspricht (S. 715). Dieselbe Ansicht gibt auch Kopsch in „Raubers Lehrbuch der Anatomie des Menschen" wieder.

Keibel und Mall äussern sich in dieser Frage in ihrem 1911 herausgegebenen „Handbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen" auf folgende Weise (Bd. II, S. 258): „Sehr bald nach der Ablösung, zuweilen schon während der Zusammenhang mit dem Ectoderm noch erhalten ist, entsteht der Recessus labyrinthi, aus dem später der Ductus und Saccus endolymphaticus hervorgehen. . . . So entsteht also auch beim Menschen, wie bei anderen Säugern und bei Vögeln der Re-

cessus labyrinthi im unmittelbaren Anschluss an die Abschnürungsstelle des Hörbläschens, ist also sicher dem Ductus endolymphaticus der Selachier gleichzusetzen."

Und Broman schreibt in seiner Arbeit, „Normale und abnorme Entwickelung des Menschen", folgendes (S. 759): „So entstehen aus den beiden Ohrgrübchen zwei Ohrbläschen (oder Labyrinthbläschen), welche Ende der dritten Embryonalwoche noch durch je einen epithelialen Stiel mit dem Ectoderm verbunden sind, bald aber dieses Zeugnis ihrer Herkunft vollständig verlieren (bei etwa 4 mm langen Embryonen). Jedes Ohrbläschen . . . . ist jetzt . . . . eiförmig und ohne Ausbuchtungen. . . . . Erst Ende der vierten Embryonalwoche . . . . wächst von der medialen oberen Partie des Ohrbläschens ein nach oben blind endigender Gang, der Ductus endolymphaticus, aus."

In kleiner Schrift fügt er hinzu: „Beim menschlichen Embryo bildet sich dieser Gang also nicht aus dem Gehörbläschenstiel aus; da er indessen bei den meisten anderen bisher untersuchten Wirbeltierembryonen zu dem Gehörbläschenstiel mehr oder weniger enge Beziehung hat, ist es wohl trotzdem möglich, dass auch der menschliche Ductus endolymphaticus jenem Gang, der bei den Selachiern zeitlebens die Labyrinthblase mit der Körperoberfläche verbindet, homolog ist."

Es scheint mir aus dem Vorhergegangenen hervorzugehen, dass Keibel und Mall nicht Streeters Meinung teilen, sondern eher dieselbe verneinen, indem sie erklären, der Recessus labyrinthi entwickele sich in unmittelbarem Anschluss an die Abschnürungsstelle der Labyrinthanlage, was wohl so zu verstehen ist, dass die Stelle, wo die Abschnürung vor sich geht, Anlage und Matrix für den Ductus endolymphaticus sei. Eine selbständige Ausstülpung der Wand der Labyrinthanlage käme also nicht bei der Bildung des Ductus endolymphaticus vor.

Broman seinerseits spricht die Meinung aus, dass, wenn

auch beim menschlichen Embryo der Ductus endolymphaticus sich nicht aus dem Stiele der Labyrinthanlage bildet, es doch möglich ist, in Hinsicht auf das, was komparative Untersuchungen zutage befördert, der Ductus endolymphaticus beim Menschen homolog mit dem Gang, der bei den Selachiern die Labyrinthanlage mit der Körperoberfläche vereinigt, sei. Ungeachtet Broman also davon überzeugt ist, dass der Ductus endolymphaticus mit dem Stiele oder der Abschnürungsstelle nichts zu tun hat, scheint er sich doch nicht der Auffassung seiner selbständigen Bildung durch Ausstülpung der Wand der Labyrinthanlage anschliessen zu wollen.

Was das Ergebnis meiner eigenen Untersuchungen über die Entwickelung des Ductus endolymphaticus beim Menschen betrifft, stimmt es mit Streeters Auffassung vollkommen überein. Sehen wir uns die Modelle, Taf. 1, Figg. 1, 2 und 3, an, zeigt die Lage der ectodermalen Verbindung bedeutende Abweichungen. Diese grossen Ungleichheiten in der Lage der ectodermalen Verbindung, die einmal von der Mitte der Wand der Labyrinthanlage, einmal nahe dem dorsalen Ende derselben ausgeht, scheint mir dafür zu sprechen, dass sie nichts mit dem Ductus endolymphaticus zu tun hat und auch nicht Matrix für denselben sein kann. Dazu kommt noch, dass beim Entwickelungsstadium des 4,5 mm Embryos (Taf. 1, Fig. 4) die Labyrinthanlage vollständig abgeschnürt und ohne Verbindungsrest, nicht das geringste Zeichen einer Anlage des Ductus endolymphaticus zeigt, welcher erst deutlich beim 5 mm Embryo (Taf. 1, Fig. 5) auftritt. Daher darf man mit vollem Recht folgende Behauptung aussprechen: Der Ductus endolymphaticus beim Menschen hat nichts mit dem epithelialen Stiel der Labyrinthanlage zu tun, sondern tritt ontogenetisch als eine vollkommen selbständige Ausstülpung des dorsalen Endes der Labyrinthanlage auf.

## 2. Die Entwickelung des Ductus endolymphaticus beim Kaninchen.

Embryo S. Taf. 1, Fig. 9.

Die Labyrinthanlage ist an beiden Seiten noch nicht geschlossen, sondern hat eine weite Öffnung. Der dorsale Teil der linken Anlage ist geschlossen und dorso-ventral in einer Länge von 20 μ frei vom Ectoderm, der ventrale in einer Länge von 50 μ. An der rechten Labyrinthanlage messen die entsprechenden Teile resp. 40 μ und 50 μ. Die Öffnung nimmt also ungefähr die Mitte der latero-dorsalen Fläche der Labyrinthanlage ein.

Embryo, 3 mm, Nr. 1. Taf. 1, Fig. 10.

Die Labyrinthanlage hat beiderseits eine beinahe eirunde Form. Die rechte ist ganz geschlossen, aber steht mittels eines dorso-ventral 10 μ dicken, epithelialen Stranges, der 40 μ ventral vom dorsalen Ende liegt, in Verbindung mit dem Ectoderm (Taf. 8, Fig. 2a, b). Die linke steht noch in offener Verbindung mit der Oberfläche. Ihre Verbindung mit dem Ectoderm beginnt 30 μ ventral vom dorsalen Ende und misst im Durchschnitt, den Kanal vom Innern der Labyrinthanlage bis zur Oberfläche mitberechnet, 60 μ. Ventral von der ectodermalen Verbindung ist die Labyrinthanlage auf beiden Seiten geschlossen. Von einer Anlage des Ductus endolymphaticus ist nichts zu sehen.

Embryo, 3 mm, Nr. 2. Taf. 1, Fig. 11.

Die beiderseitige, eiförmige Labyrinthanlage steht noch in Verbindung mit dem Ectoderm. Die linke ist vollkommen geschlossen, und ihre dorso-ventral 20 μ im Durchschnitt messende Verbindung beginnt schon am dorsalen Ende. An der rechten Labyrinthanlage tritt die ectodermale Verbindung erst 30 μ ventral vom dorsalen Ende auf und misst 30 μ im Durchschnitt; in demselben befindet sich ein im Durchschnitt 10 μ

messender Kanal (Taf. 8, Fig. 3), der das Innere der Labyrinthanlage mit der Oberfläche verbindet. Die dorsalen Enden werden bedeutend schmaler; möglicherweise sind sie als Anlage des Ductus endolymphaticus zu betrachten.

Embryo D, 4,5 mm. Taf. 1, Fig. 12.

Die Labyrinthanlage hat an beiden Seiten eine langgestreckte, ovale Form. Sie steht etwas ventral von ihrem dorsalen Ende mittels eines soliden, epithelialen Stranges in Verbindung mit dem Ectoderm. Ihr dorsales Ende erhebt sich etwas dorsal über den Punkt, wo der Stiel von der lateralen Wand ausgeht, und dürfte daher als Anlage des Ductus endolymphaticus angesehen werden (Taf. 8, Fig. 4).

Embryo, 6 mm (frontal geschnitten). Taf. 1, Fig. 13.

Die Labyrinthanlage ist beiderseits unregelmässig oval. Die linke steht 12 μ ventral vom dorsalen Ende mittels eines soliden, epithelialen Stranges, der dorso-ventral im Durchschnitt 24 μ misst, in Verbindung mit dem Ectoderm (Taf. 8, Fig. 5). Keine Anlage des Ductus endolymphaticus vorhanden. 48 μ ventral vom dorsalen Ende besitzt die rechte Labyrinthanlage eine dorso-ventral im Durchschnitt 24 μ messende, solide, ectodermale Verbindung. Eine deutliche Anlage des Ductus endolymphaticus ist nicht zu sehen (Taf. 1, Fig. 14).

Embryo, 5 mm. Taf. 2, Fig. 15.

In der Entwickelung weiter vorgeschritten wie der vorhergehende Embryo. Die beiderseitige Labyrinthanlage, welche eine langgestreckte, ovale Form mit abgeplatteter, medialer Fläche hat, ist vom Ectoderm vollkommen abgeschnürt. Ihre laterale Fläche ist recht kräftig gewölbt. An ihrem dorsalen Ende sieht man deutlich die Anlage des Ductus endolymphaticus.

Embryo C, 6 mm. Taf. 2, Fig. 16.

Die rechte Labyrinthanlage ist rekonstruiert. Der Ductus endolymphaticus ist kurz und blasenförmig, misst 192 μ in der Länge und mündet in den medialen Teil des Saccus com-

munis. Deutliche Anlagen der Bogengänge und ihrer Ampullen. Besonders möchte ich hervorheben, dass die Anlage des horizontalen Bogenganges eine beinahe vertikale Richtung hat, gerade so, wie es auch beim 8 mm Menschenembryo der Fall ist.

Aus den rekonstruierten Modellen der frühesten Stadien der Kaninchenembryos ersieht man, dass sich die Labyrinthanlage in ventro-dorsaler Richtung schliesst. Beim 3 mm Embryo Nr. 1 ist die rechte Labyrinthanlage vollständig geschlossen und mittels eines dorso-ventral im Durchschnitt 10 μ messenden und 40 μ ventral vom dorsalen Ende liegenden, soliden Epithelstranges mit dem Ectoderm vereint. Die rechte ist offen und die ectodermale Verbindung beginnt 30 μ ventral vom dorsalen Ende.

Ähnliches finden wir beim 3 mm Embryo Nr. 2, nur geht der 20 μ im Durchschnitt messende Epithelstrang, der die linke Labyrinthanlage mit dem Ectoderm vereint, in gerader lateraler Richtung vom dorsalen Ende aus. Nur beim letztgenannten Embryo ist möglicherweise eine beginnende Anlage des Ductus endolymphaticus vorhanden.

Die Labyrinthanlage beim 4,5 mm Embryo D besitzt gleich ventral von ihrem dorsalen Ende eine solide, ectodermale Verbindung. Der dorsal von dieser Verbindung liegende Teil ist die Anlage des Ductus endolymphaticus.

Beim 6 mm Embryo steht die linke Labyrinthanlage 12 μ, die rechte 48 μ ventral vom dorsalen Ende mittels eines 24 μ im Durchschnitt messenden, soliden Stieles in Verbindung mit dem Ectoderm; von einer deutlichen Anlage des Ductus endolymphaticus ist nichts zu sehen.

Das 5 mm Embryo besitzt eine deutliche Anlage des Ductus endolymphaticus, die vom dorsalen Ende der Labyrinthanlage ausgeht.

Beim 6 mm Embryo C ist der Ductus endolymphaticus kräftig und vollständig abgegrenzt.

In seiner Arbeit, „Die Entwickelung des Aquaeductus vestibuli sive Ductus endolymphaticus", schreibt R. Krause in besonderer Hinsicht auf seine Untersuchungen von Kaninchenembryos: „Es entspricht die Abschnürungsstelle der Hörblase, wie uns das Modell überzeugend darstellt, dem dorsalen Ende des Ductus endolymphaticus ganz ebenso wie bei den Vögeln, nur bildet sich der Ductus endolymphaticus bei den Säugetieren erst nach oder gleichzeitig mit der Abschnürung der Blase." Dann heisst es weiter: „Wir können sagen, dass die Abschnürungsstelle der Hörblasenwand von der Epidermis in ihrer Lage zur Hörblase wechselt, bald liegt sie in der Mitte der Hörblasenwand, oder sie nimmt, und zwar anscheinend in den meisten Fällen, das dorsale Ende der Hörblase ein. . . ."

Zu der gleichen Ansicht kommt G. Alexander nach Untersuchungen an Meerschweineembryos in seiner Arbeit „Über Entwickelung und Bau der Pars inferior labyrinthi der höheren Säugetiere". Aus den Beschreibungen, die durch besonders schöne Abbildungen der Rekonstruktionsmodelle verdeutlicht werden, geht hervor, dass die Abschnürung regelmässig am dorsalen Ende der Labyrinthanlage vor sich geht, wo beim Zusammenschluss sich auch der Stiel, der später zum Ductus endolymphaticus wird, bildet. Bei der Beschreibung des 4 mm Embryo heisst es: „Die Labyrinthanlage steht durch den Ductus endolymphaticus mit dem Hornblatte in Verbindung. . . ." Weiter sagt er beim 4,5 mm Embryo: „Das freie Ende des Ductus endolymphaticus steht mit dem Ectoderm noch im Zusammenhange . . ."; und endlich beim 5,5 mm Embryo: „Der Ductus endolymphaticus erstreckt sich . . . mit dem freien, zugespitzten Ende bis an das Hornblatt, von welchem er nun gänzlich erlöst erscheint. . . ." Bei Erwähnung des Ergebnisses, zu welchem andere Verfasser bei ihren Untersuchungen über die Entwickelung des Ductus endolymphaticus bei verschiedenen Wirbeltieren gekommen sind, äussert er:

„Ich kann mich nun nach meinem Materiale, wie die Modelle von 2,75, 4, $4^{1}/_{3}$, 5,5 und 6 mm des Meerschweineembryos zeigen, auch bezüglich der höheren Säugetiere der Ansicht Keibels anschliessen,“ nämlich, dass es sich bei ihnen gleich verhält, wie bei den Hühnern, bei denen sich nach Keibel der Ductus endolymphaticus am Abschnürungsgebiet der Labyrinthanlage entwickelt.

Krauses und Alexanders Arbeiten über die Entwickelung des Ductus endolymphaticus vervollständigen und stützen einander — scheinbar in überzeugender Weise.

Im Gegensatz zu Krause habe ich nur bei einem meiner Modelle gefunden, dass die letzte Trennung vom Ectoderm am dorsalen Ende der Labyrinthanlage stattfindet, nämlich an der linken Seite beim 3 mm Embryo Nr. 2. Aus meinen übrigen Modellen geht hervor, dass die Abschnürung 12 bis 30 μ und mehr ventral vom dorsalen Ende stattfindet. Dass die Abschnürungsstelle der Labyrinthanlage dem dorsalen Ende des Ductus endolymphaticus, welcher sich vom dorsalen Ende der Labyrinthanlage entwickelt, entspricht, stimmt deshalb nicht mit dem Ergebnis meiner Untersuchungen überein. Krauses Ansicht, dass die Abschnürungsstelle wechselt und einmal in der Mitte, einmal am dorsalen Ende der Labyrinthanlage vor sich geht, lässt sich auch aus meinen Modellen deutlich ersehen. Dieses, scheint mir, bei der Beurteilung vorliegender Frage besonders wichtig zu sein. Krause scheint aber anzunehmen, dass der Ductus endolymphaticus seine Matrix ebensogut in der ectodermalen Verbindung haben kann, wenn auch diese von der Mitte der Labyrinthanlage ausgeht. Dies kommt mir sehr unwahrscheinlich vor. Gerade die wechselnde Lage, die die ectodermale Verbindung einnimmt, spricht dafür, dass der Ductus endolymphaticus nichts mit ihr zu tun hat. Wäre Krauses Ansicht richtig, müsste Ductus endolymphaticus auch da, wo der Stiel von der Mitte der Labyrinthanlage

ausgeht, einen diesem entsprechenden Platz und Richtung einnehmen, aber an keinem meiner Modelle kann man das wahrnehmen.

Alexander scheint sich nach seinen Untersuchungen von Meerschweineembryos zu der Behauptung berechtigt zu sein, dass die Abschnürung der Labyrinthanlage regelmässig am dorsalen Ende vor sich geht, und dass der Ductus endolymphaticus ein deutliches Überbleibsel des Stieles ausmacht, von dem er ausgeht, und daher immer in gleicher Richtung wie die ectodermale Verbindung läuft. Dieses geht deutlich aus seinen Modellbeschreibungen und dazu gehörenden Abbildungen hervor.

Das Ergebnis meiner Untersuchungen bei Kaninchenembryos entspricht nicht dem Alexanders, was aus dem oben Gesagten hervorgeht.

Ich für meinen Teil glaube, dass die ectodermale Verbindung der Labyrinthanlage beim Kaninchen ganz und gar verschwindet, ohne eine Spur zurückzulassen. Es scheint mir daher natürlicher und richtiger, anzunehmen, dass der Ductus endolymphaticus beim Kaninchen sich aus einer selbständigen Ausstülpung am dorsalen Ende der Labyrinthanlage entwickelt, um so mehr, da der am dorsalsten liegende Teil der medialen Wand auch daran teilnehmen muss.

Dazu kommt noch, dass der epitheliale Stiel beim Kaninchenembryo Nr. 2, vom dorsalen Ende der linken Labyrinthanlage ausgehend, keine dorsale, sondern rein laterale Richtung hat. Da nun die Anlage des Ductus endolymphaticus in rein dorsaler Richtung vom dorsalen Ende ausgeht, spricht auch dieses für eine Ausstülpung. Wollte man den Ductus endolymphaticus als einen Rest des Stieles ansehen, müsste er auch anfangs dieselbe Richtung wie dieser haben, also ein richtiges Rudiment sein, was aber beim Kaninchen nicht der Fall ist.

## 3. Die Entwickelung des Ductus endolymphaticus beim Schwein.

Embryo, 5,8 mm. Taf. 2, Fig. 17.

Die ovale Labyrinthanlage ist an beiden Seiten noch nicht geschlossen. Ihre ectodermale Verbindung beginnt 36 μ ventral vom dorsalen Ende. Der Stiel der rechten hat in dorso-ventraler Richtung einen Durchmesser von 60 μ und der darin laufende Kanal einen von 12 μ, an der linken resp. 72 μ und 24 μ (Taf. 8, Fig. 6). Die Entfernung dorso-ventral von der ventralen Fläche des Stieles bis zu dem ventralen Ende beträgt an beiden Seiten 48 μ. Daraus kann man ersehen, dass der Stiel mit seinem Kanale gerade die Mitte der lateralen Wand der Labyrinthanlage einnimmt.

Embryo, 3,5 mm. Taf. 2, Fig. 18.

Die beiderseitige Labyrinthanlage hat eine ovale Form. Die linke steht 24 μ ventral vom dorsalen Ende mittels eines dorso-ventral 48 μ im Durchschnitt messenden Stiels in Verbindung mit dem Ectoderm, welche Verbindung einen 12 μ in Diameter messenden Kanal umschliesst, der die Labyrinthanlage mit der Oberfläche verbindet.

60 μ ventral vom dorsalen Ende hat die rechte Labyrinthanlage eine dorso-ventral 60 μ im Durchschnitt messende, solide, ectodermale Verbindung (Taf. 8, Fig. 7). Hier muss die Schliessung der Anlage gerade stattgefunden haben, was daraus hervorgeht, dass man an dem Teil des Stieles, welcher 60 μ ventral von seiner dorsalen Fläche liegt, noch deutlich die gegeneinander stossenden Epithelreihen erkennen kann, wo der letzte Zusammenschluss vor sich gegangen ist, also eine Zusammenschliessungsfuge (Taf. 8, Fig. 8).

Embryo, 5,1 mm. Taf. 2, Fig. 19.

Die Labyrinthanlage ist beiderseits unregelmässig gerundet, mit dem grössten Diameter in cephalo-caudaler Richtung. Sie

ist schon vom Ectoderm abgeschnürt, aber Reste der früheren Verbindung sind vorhanden. 36 μ ventral vom dorsalen Ende ist an der linken Seite das hier verdickte Ectoderm eingesunken und liegt dicht gegen die laterale Wand der Labyrinthanlage, aber deutlich durch Basalmembran davon getrennt (Taf. 8, Fig. 9).

Die rechte Labyrinthanlage zeigt 72 μ ventral vom dorsalen Ende sowohl am Ectoderm, als wie an der lateralen Wand Stielreste im Umfang dorso-ventral von 24 μ (Taf. 8, Fig. 10). An keiner der beiden Seiten ist eine Anlage des Ductus endolymphaticus zu beobachten.

Embryo, 5,5 mm. Taf. 3, Fig. 1.

Die Labyrinthanlage ist beiderseits beinahe kugelrund und ganz abgeschnürt vom Ectoderm. Weder an der lateralen Wand noch am Ectoderm kann man Reste einer Verbindung entdecken. Ebensowenig lässt sich an einer der beiden Seiten eine Anlage des Ductus endolymphaticus beobachten.

Embryo, 5,7 mm. Taf. 2, Fig. 20.

Die Labyrinthanlage hat an beiden Seiten ovale Form und ist vom Ectoderm abgeschnürt. Die rechte zeigt 60 μ ventral vom dorsalen Ende einen von der lateralen Wand in das Mesoderm hineinschiessenden, dorso-ventral im Durchschnitt 24 μ messenden Epithelzapfen, der mit einer vom gegenüberliegenden Ectoderm ausschiessenden, ähnlichen Bildung beinahe zusammenstösst, von der er aber doch durch eine dünne Mesodermschicht getrennt ist (Taf. 8, Fig. 11). Dieselben Verhältnisse findet man an der linken Labyrinthanlage, wo aber die ectodermalen Verbindungsreste kräftiger sind.

Die Labyrinthanlagen werden gegen die dorsalen Enden etwas schmaler, was besonders an der linken der Fall ist. Wir haben hier die erste Anlage des Ductus endolymphaticus.

Embryo, 7 mm. Taf. 2, Fig. 21.

Die Labyrinthanlage hat beiderseits unregelmässig abge-

Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

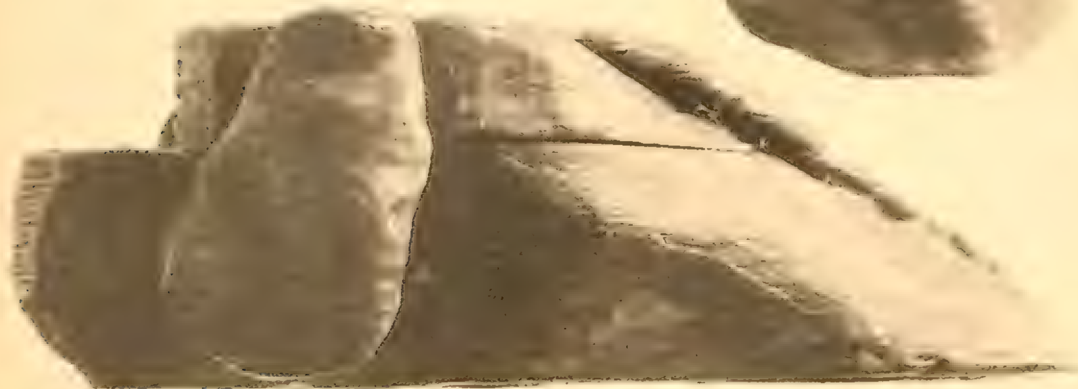


Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 14.

E. V.



Fig. 10.



Fig. 11.

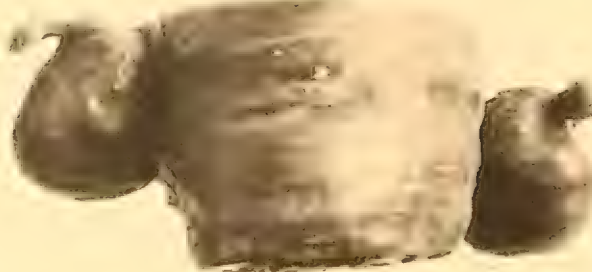


Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 15.



Fig. 16.



Fig. 17.

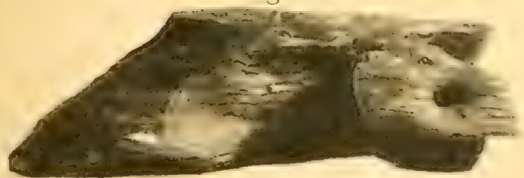


Fig. 18.

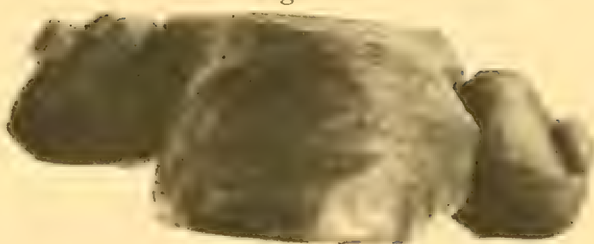


Fig. 19.



Fig. 20.

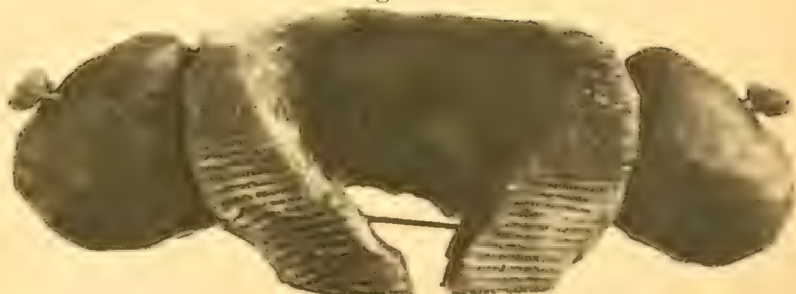


Fig. 21.



Fig. 22.



Fig. 23.



Fig. 24.



Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.

rundete Form. Die rechte zeigt 36 μ ventral vom dorsalen Ende einen dünnen, dorso-ventral im Durchschnitt 12 μ messenden, soliden, epithelialen Stiel (Taf. 8, Fig. 12).

Die linke, ectodermale Verbindung liegt 72 μ ventral vom dorsalen Ende und misst im Durchschnitt dorso-ventral 36 μ. Sie besitzt eine deutliche Zusammenschliessungsfuge, wie sie beim 3,5 mm Embryo schon beschrieben worden ist. An keiner Seite bemerkt man eine Anlage des Ductus endolymphaticus.

Embryo, 6,6 mm. Taf. 2, Fig. 22.

Die beiderseitige, beinahe kugelrunde Labyrinthanlage ist vom Ectoderm vollständig abgeschnürt. Nirgends ein Rest der früheren Verbindung mit dem Ectoderm; ebensowenig eine Anlage des Ductus endolymphaticus.

Embryo, 6,8 mm. Taf. 2, Fig. 23.

Hier ist die Labyrinthanlage an beiden Seiten etwas weiter entwickelt wie an dem vorhergehenden Embryo. Ihre mediale Fläche ist abgeplattet, wogegen die laterale sich kräftig wölbt, um gegen das dorsale Ende plötzlich schmaler und zugespitzt zu werden, was besonders an der linken Labyrinthanlage der Fall ist. Hier haben wir die erste Anlage des Ductus endolymphaticus vor uns.

Embryo, 9,6 mm. Taf. 2, Fig. 24.

Ductus endolymphaticus an beiden Labyrinthanlagen kurz, aber gut entwickelt. Durch eine tiefe Furche wird er von der vertikalen Bogengangstasche abgegrenzt.

Ein kurzer Rückblick auf die oben beschriebenen Schweineembryos dürfte das Verhältnis des Stieles zur Entwickelung des Ductus endolymphaticus anschaulicher machen.

In dem frühesten Stadium, 5,8 mm, nehmen die ectodermalen Verbindungen samt den darin laufenden Kanälen die Mitte der lateralen Wand der Labyrinthanlagen ein. Dem am nächsten in der Entwickelung folgt das 3,5 mm Embryo, wo sich die Labyrinthanlagen in ungleichen Entwickelungsstadien

befinden. Die linke hat eine 24 μ ventral vom dorsalen Ende beginnende, 48 μ dicke und von einem 12 μ im Durchschnitt messenden Kanal durchzogene, ectodermale Verbindung, wogegen die rechte 60 μ ventral vom dorsalen Ende mit einem 60 μ dicken, soliden, epithelialen Stiel in Verbindung mit dem Ectoderm steht.

5,1 mm und 5,7 mm Embryos zeigen an ihren Labyrinthanlagen Reste einer ectodermalen Verbindung, welche ihren Platz 24 μ bis 72 μ ventral vom dorsalen Ende haben. Ausserdem bemerkt man an den Labyrinthanlagen des 5,7 mm Embryo, besonders an der linken, Anlagen des Ductus endolymphaticus.

Beim 7 mm Embryo besitzen die Labyrinthanlagen 36 μ ventral von ihren dorsalen Enden eine ectodermale Verbindung, welche bei der rechten im Durchschnitt 12 μ misst, bei der linken dagegen 36 μ, aber keine Anlage des Ductus endolymphaticus.

5,5 mm und 6,6 mm Embryos zeigen vollständig abgeschnürte Labyrinthanlagen von beinahe kugelrunder Form, an denen keine Anlage des Ductus endolymphaticus zu sehen ist.

Beim 6,8 mm Embryo ist die Anlage des Ductus endolymphaticus deutlich ausgebildet, und beim 9,6 mm Embryo ist der Ductus endolymphaticus eine vollständig abgegrenzte Bildung.

Meine Untersuchungen, die Entwickelung des Ductus endolymphaticus beim Schwein betreffend, sind geeignet, meine Auffassung über dasselbe Thema beim Kaninchen zu bestätigen. Dieses Resultat steht, wie ich schon oben erwähnte, in vollem Gegensatz zu dem von R. Krause und entspricht ebensowenig dem, was G. Alexander bei seinen Untersuchungen an Meerschweinen gefunden hat.

Betrachtet man die Figuren meiner Modelle von Schweineembryos, sieht man, dass keines eine ectodermale Verbindung

hat, die vom dorsalen Ende der Labyrinthanlage ausgeht. Bei den Embryos, an denen sich Stielreste vorfinden, haben diese ihre Lage 24 μ bis zu 72 μ ventral vom dorsalen Ende.

Besonders möchte ich erwähnen, dass beim 7 mm Embryo die linke Labyrinthanlage in ihrer ectodermalen Verbindung eine Zusammenschliessungsfuge zeigt, welche 72 μ ventral vom dorsalen Ende liegt. Das gleiche zeigt 3,5 mm Embryo, dessen rechte Labyrinthanlage 96 μ ventral vom dorsalen Ende eine Zusammenschliessungsfuge besitzt, die also die Stelle angibt, wo der letzte Zusammenschluss der Labyrinthanlage stattfand. Dazu kommt, dass 5,5 mm und 6,6 mm Embryos eine beinahe runde Labyrinthanlage haben, die nirgends eine Spur zum Stiel, Stielrest oder Anlage des Ductus endolymphaticus zeigt, und dass wir erst in einem späteren Stadium, 6,8 mm Embryo, eine Anlage des Ductus endolymphaticus vorfinden.

Mit vollem Recht darf ich nach Obenstehendem behaupten, dass der Ductus endolymphaticus beim Schwein sich nicht aus der ectodermalen Verbindung entwickelt, sondern sich aus einer vollkommen selbständigen Ausstülpung am dorsalen Ende der Labyrinthanlage bildet.

## 4. Die Entwickelung des Ductus endolymphaticus beim Huhn.

Embryo, 57 Stunden. Taf. 3, Fig. 2.

Die ovale Labyrinthanlage ist beiderseits noch nicht geschlossen. Ihr ventralster Teil, dorso-ventral 60 μ umfassend, ist geschlossen, wogegen die dorsal davon liegenden 108 μ mit dem Ectoderm vereint sind. 24 μ ventral vom dorsalen Ende steht die linke Labyrinthanlage in einer dorso-ventral 60 μ messenden Ausdehnung offen. Die rechte Öffnung der Labyrinthanlage beginnt 36 μ ventral vom dorsalen Ende und misst dorso-ventral 36 μ im Durchschnitt.

E m b r y o, 72 S t u n d e n (quergeschnitten). Taf. 3, Fig. 3.

Die Labyrinthanlage ist an beiden Seiten beutelförmig und mittels eines soliden, epithelialen Stieles mit dem Ectoderm verbunden. Die ectodermale Verbindung der rechten (Taf. 8, Fig. 13) beginnt 60 μ, der linken 72 μ ventral vom dorsalen Ende und misst dorso-ventral im Durchschnitt 24 μ. Die Anlage des Ductus endolymphaticus ist an beiden Seiten entwickelt und entspricht gerade dem dorsal von der ectodermalen Verbindung liegenden Teil.

E m b r y o, 72 S t u n d e n (frontal geschnitten). Taf. 3, Fig. 4.

Die beiderseitige Labyrinthanlage ist birnenförmig mit abgeplatteter medialer Fläche. Von ihrem dorsalen Teil geht in dorsaler Richtung der Ductus endolymphaticus aus, welcher gleich ventral von seinem dorsalen Ende mittels eines cephalocaudal 12 μ im Durchschnitt messenden Stieles mit dem Ectoderm in Verbindung steht. Das dorsale Ende des Ductus endolymphaticus liegt also etwas mehr dorsal als die ectodermale Verbindung, welche daher hier von der lateralen Fläche des Ductus endolymphaticus ausgeht (Taf. 8, Fig. 14).

E m b r y o, 76 S t u n d e n. Taf. 3, Fig. 5.

Die Labyrinthanlage ist beiderseits beutelförmig mit kräftig entwickeltem Saccus communis. Von ihrem dorsalen Ende geht in dorsaler Richtung der ungefähr 144 μ dorso-ventral messende Ductus endolymphaticus aus, welcher 12 μ ventral von seinem dorsalen Ende mittels eines 12 μ messenden, soliden, epithelialen Stieles mit dem Ectoderm verbunden ist (Taf. 8, Fig. 15). Reste der ectodermalen Verbindung findet man noch an der Spitze des Ductus endolymphaticus. Auch hier schiesst das dorsale Ende des Ductus endolymphaticus dorsal über die ectodermale Verbindung hinaus, die demnach von der lateralen Fläche des Ductus endolymphaticus ausgeht.

Fig. 2.





Fig. 1.

Fig. 4.



Fig. 3.



Fig. 5.

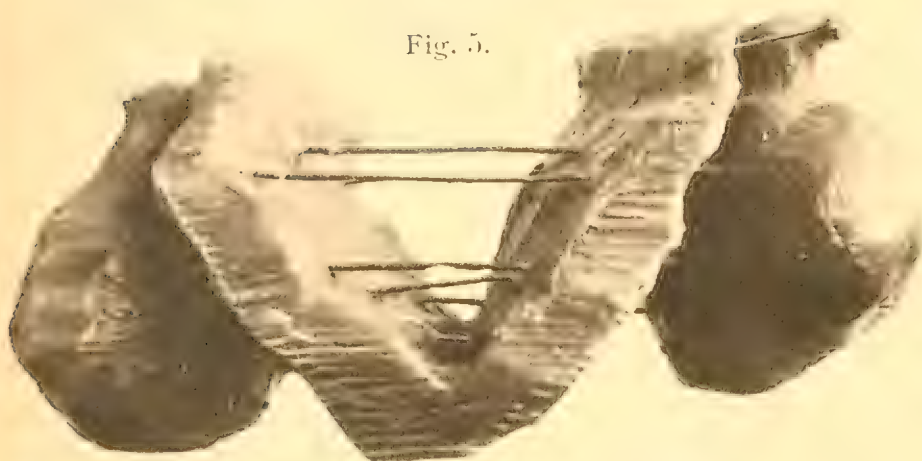


Fig. 7.



Fig. 14.




Fig. 8.



Fig. 9.



Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.

Fig. 10.

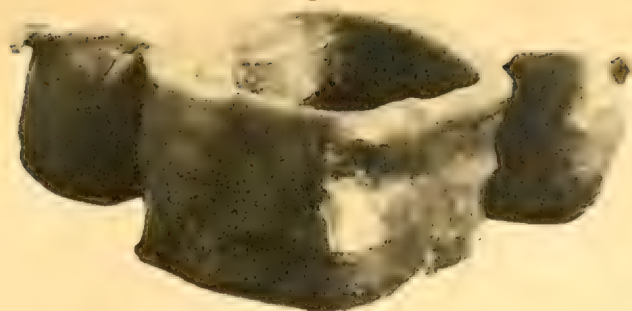


Fig. 11.



Fig 12.

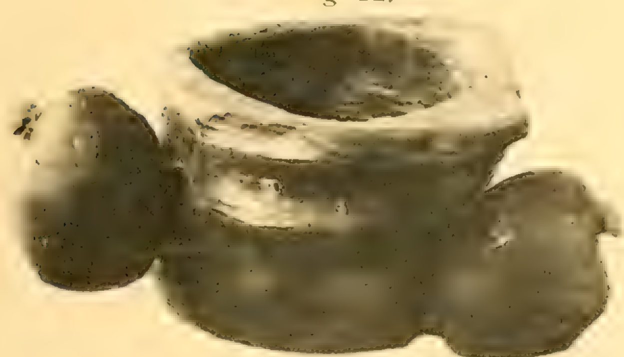


Fig. 13.

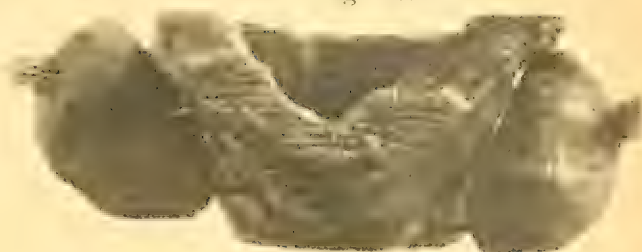


Fig. 15.

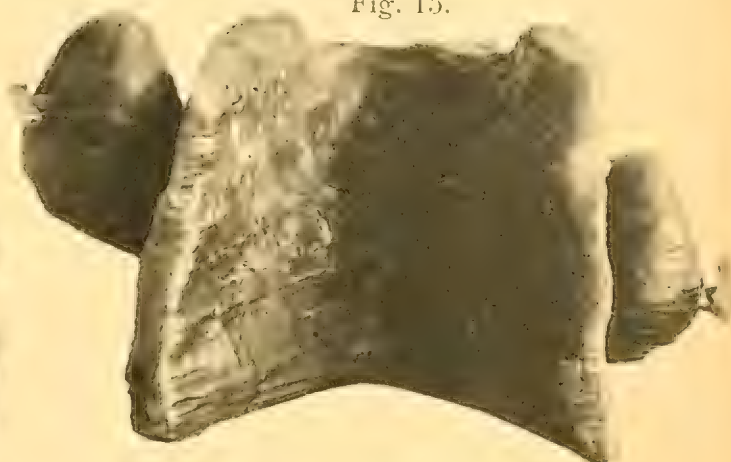


Fig. 6.

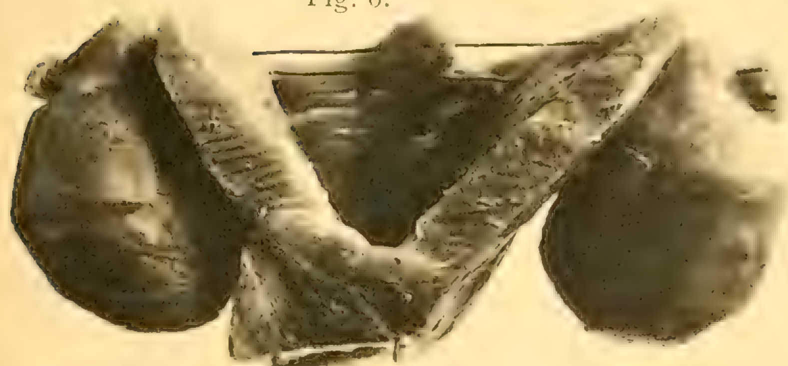


Fig. 18.



Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 19.

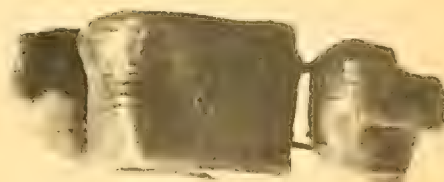
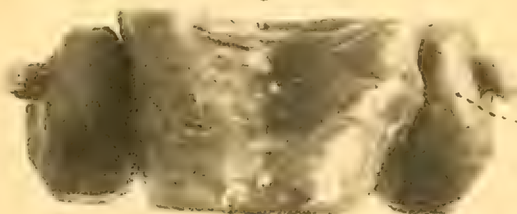


Fig. 21.

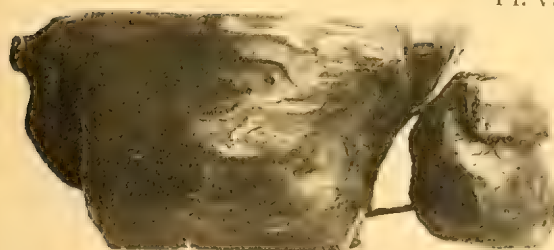


Pl. v. Fl.

Pl. v. Fl. Fig. 22.



Fig. 20. Pl. v. Fl.



E m b r y o, 79 S t u n d e n. Taf. 3, Fig. 6.

Die rechte Labyrinthanlage ist hier vom Ectoderm schon abgeschnürt. Deren Ductus endolymphaticus ist deutlich entwickelt und ungefähr 72 μ lang. 24 μ ventral von seinem dorsalen Ende findet man zwischen der lateralen Wand und dem Ectoderm eine kleine Epithelinsel, ganz umgeben vom Mesoderm, offenbar ein Rest des früheren Stieles. Am Ectoderm lässt sich kein Stielrest entdecken (Taf. 8, Fig. 16).

Der Ductus endolymphaticus der linken Labyrinthanlage ist ebenso ausgebildet, ungefähr 84 μ lang. Er besitzt 12 μ ventral von seinem dorsalen Ende eine 36 μ dorso-ventral im Durchschnitt messende, solide, ectodermale Verbindung, welche also auch hier von der lateralen Fläche des Ductus endolymphaticus ausgeht (Taf. 8, Fig. 17).

E m b r y o, 81 S t u n d e n. Taf. 3, Fig. 7.

Die Labyrinthanlage ist beiderseits abgeschnürt, mit kräftig entwickeltem Ductus endolymphaticus. An keiner Seite kann man Reste einer ectodermalen Verbindung entdecken.

E m b r y o, 96 S t u n d e n. Taf. 3, Fig. 8.

Die rechte Labyrinthanlage ist rekonstruiert. Der Ductus endolymphaticus, kräftig entwickelt, ist 276 μ lang und mündet in den Saccus communis, an dessen Wänden eine Differenzierung hervorzutreten beginnt.

Die oben beschriebenen Modelle der Labyrinthanlagen von 57 bis 96 Stunden Hühnerembryos zeigen, dass die ectodermale Verbindung in ihrer Lage sehr verschieden ist. Bei allen, wo sich noch diese Verbindung vorfindet, geht sie von der lateralen Fläche der Anlage des Ductus endolymphaticus aus. Bei dem quergeschnittenen, 72 Stunden Embryo haben die ectodermalen Verbindungen der Labyrinthanlagen ihren Ausgangspunkt an der lateralen Labyrinthwand, ungefähr an der Stelle, wo die Anlage des Ductus endolymphaticus beginnt, und diese Anlage hat hier schon eine Länge von 72 μ an der rechten, 84 μ

an der linken Seite erreicht. Bei dem frontal geschnittenen, 72 Stunden Embryo geht dagegen die ectodermale Verbindung von der lateralen Wand der schon kräftig entwickelten Anlage des Ductus endolymphaticus aus, aber nicht an deren dorsalem Ende, sondern etwas ventral davon. Ungefähr dieselben Verhältnisse finden wir bei den Labyrinthanlagen von 76 und 79 Stunden Embryos. Die rechte Labyrinthanlage des letzteren ist schon vom Ectoderm vollkommen abgeschnürt, aber einen kleinen Epithelrest der ectodermalen Verbindung sieht man noch zwischen dem Ectoderm und der lateralen Wand liegen.

Das Ergebnis meiner Untersuchungen der Hühnerembryos ist ein ganz anderes als das einiger anderen Verfasser.

Keibel, der recht eingehende Studien über das in Frage gestellte Thema gemacht hat, sagt in seiner Arbeit „Über die Entwickelung des Labyrinthanhanges“: „Dass die Verbindung mit dem Ectoderm sich erst löst, nachdem der Ductus endolymphaticus angelegt ist, findet man gar nicht selten. . . . Es kann gar keinem Zweifel unterliegen, dass hier der letzte Rest der ursprünglichen Verbindung des Gehörbläschens mit seinem Mutterboden vorliegt.“ Keibel fügt im Texte die Schnittfigur eines 72 Stunden Zwerghühnchenembryo ein, um die Richtigkeit seiner Auffassung zu illustrieren. Diese Figur stimmt vollkommen mit der von mir beigefügten und beschriebenen des frontal geschnittenen, 72 Stunden Hühnerembryo überein (Taf. 8, Fig. 14). Man sieht nämlich auf Keibels Figur, dass die ectodermale Verbindung von der lateralen Fläche des in dorsaler Richtung hinausragenden, kräftigen Ductus endolymphaticus ausgeht, der sich aber mit seinem dorsalen Ende dorsal über diese Verbindung erhebt, also nicht im Stiele sich fortsetzt, sondern dorsal selbständig weiter wächst, weshalb er auch nicht als Überbleibsel derselben betrachtet werden darf.

R. Krause, der selbst Rekonstruktionsmodelle von Hühnerembryos angefertigt hat, um die Entwickelung des

Ductus endolymphaticus zu studieren, kommt in seiner Arbeit, „Die Entwickelung des Aquaeductus vestibuli s. Ductus endolymphaticus“, zu folgendem Schlusssatz: „Bei den Vögeln entspricht also die Abschnürungsstelle der Hörblase von der Epidermis in der Tat dem dorsalen Ende des Ductus endolymphaticus.“ Meine Untersuchungen beweisen, dass dieser Ausspruch etwas zu generell gehalten ist.

Röthig und Brugsch haben sehr gründliche Untersuchungen über „Die Entwickelung des Labyrinthes beim Huhn“ gemacht und sind dabei, die Entwickelung des Ductus endolymphaticus betreffend, zu folgendem Resultat gekommen (S. 357): „Die Epithelbrücke ist nach erfolgtem Schlusse des Bläschens ganz solide, ohne jeden Hohlraum; sie ist auch nicht der Teil, aus dem sich später der Recessus endolymphaticus entwickelt etwa dadurch, dass die Zellbrücke hohl bleibt und auswächst. Sie geht vielmehr vollständig zugrunde, sobald erst das Bläschen vom Ectoderm abgedrängt wird. Diejenige Stelle aber, wo das Bläschen zum letzten Male mit dem Ectoderm in Berührung war, also die Ansatzstelle der Epithelbrücke an das Bläschen, ist die Matrix für den Ductus endolymphaticus. . . .“ Auf Seite 358 heisst es: „. . . dass sich der Recessus erst bildet, wenn das Bläschen sich ganz und gar vom Ectoderm abgeschnürt hat und nicht mehr nach aussen kommuniziert. . . .“

Bei einem Blicke auf die von mir ausgeführten Rekonstruktionsmodelle sieht man deutlich, dass sich der Ductus endolymphaticus schon in voller Entwickelung befindet, während die ectodermale Verbindung noch vorhanden ist. Dass er weder ein Überbleibsel ist, noch überhaupt genetisch etwas mit der ectodermalen Epithelbrücke zu tun hat, und dass die Abschnürungsstelle der Labyrinthanlage nicht dem dorsalen Ende des Ductus endolymphaticus entspricht, zeigt besonders das Modell der quergeschnittenen Labyrinthanlagen vom 72 Stunden Embryo (Taf. 3, Fig. 3), wo der Ductus endolymphaticus an beiden

Seiten schon dorsal weit über dem Ausgangspunkte der Epithelbrücke von der lateralen Wand der Labyrinthanlage hinausgewachsen ist, was auch aus den übrigen Modellen hervorgeht.

Weiter kann ich mich der Ansicht, dass die Stelle, wo die Labyrinthanlage zuletzt in Verbindung mit dem Ectoderm steht, die Matrix für den Ductus endolymphaticus ist, nicht anschliessen. Es scheint mir, dass meine Modelle deutlich beweisen, dass dies nicht der Fall ist, da die Anlage des Ductus endolymphaticus schon kräftig entwickelt ist, während sich noch die Epithelbrücke vorfindet. Die Anlage des Ductus endolymphaticus ist also ausgebildet, bevor die Abschnürung vollendet ist, und entwickelt sich als eine selbständige Ausstülpung am dorsalen Ende der Labyrinthanlage.

Das von mir oben erwähnte Ergebnis stimmt in den wesentlichsten Teilen mit der Auffassung überein, welche Poli nach seinen Untersuchungen an Hühnerembryos in seiner Arbeit, „Zur Entwickelung der Gehörblase bei den Wirbeltieren", ausspricht. Er äussert folgendes (S. 654): „Es sei gleich hier daran erinnert, dass, was den Entwickelungsprozess betrifft, der inneren Wand der späteren Gehörblase der Recessus labyrinthi entspricht, eine Sackbildung, welche sich von jener Wand ablöst und sich nach oben und vorn hinzieht. Dass daher die Rückenwand noch vor erfolgtem Schlusse der Gehörinvagination sich einsenkt, beweist, dass bei Hühnerembryonen der Recessus labyrinthi nicht dem Punkte entspricht, wo das Gehörbläschen zum letzten Male mit dem Ectoderm in Kontakt steht."

Dazu muss ich aber bemerken, dass nach meinen Untersuchungen sich nicht bestätigt hat, dass die mediale Wand der Labyrinthanlage in so grossem Umfang an der Bildung des Ductus endolymphaticus teilnimmt, wie Poli behauptet.

## 5. Die Entwickelung des Ductus endolymphaticus bei der Ente.

Embryo, 60 Stunden. Taf. 3, Fig. 9.

Die Labyrinthanlage ist an beiden Seiten oval, offenstehend und nur an ihrem ventralen Ende in einem Umfang von 24 μ vom Ectoderm abgeschnürt. Die linke Öffnung misst dorsoventral im Durchschnitt 96 μ, die rechte bloss 48 μ.

Embryo, 89 Stunden. Taf. 4, Fig. 10.

Die beiderseitige, ovale Labyrinthanlage steht mittels solider Epithelbrücke 12 μ ventral von ihrem dorsalen Ende in Verbindung mit dem Ectoderm. Es befindet sich aber noch am Ectoderm ein Verbindungsrest gegenüber dem dorsalsten Teil der Labyrinthanlage. Die Epithelbrücke, welche dorso-ventral im Durchschnitt ungefähr 36 μ misst, erhält dadurch eine dorsolaterale Richtung (Taf. 9, Fig. 18 a, b). Keine Anlage des Ductus endolymphaticus vorhanden.

Embryo, 94 Stunden. Taf. 4, Fig. 11.

Die Labyrinthanlage ist beiderseits geschlossen, oval mit grösstem Diameter in dorso-ventraler Richtung. An beiden befinden sich ectodermale Verbindungen, 12 μ ventral von den dorsalen Enden beginnend. Die rechte misst dorso-ventral im Durchschnitt 36 μ, die linke 24 μ. Vom Ductus endolymphaticus ist nichts zu sehen.

Embryo, 98 Stunden. Taf. 4, Fig. 12.

Die ovale Labyrinthanlage ist beiderseits schon etwas weiter entwickelt mit grösstem Umfang in dorso-ventraler Richtung. An beiden findet man Reste der früheren Verbindung mit dem Ectoderm. Die ectodermalen Verbindungsreste der rechten liegen 36 μ ventral vom dorsalen Ende und zeigen sich als einen epithelialen, 12 μ im Durchschnitt messenden Zapfen, der von der lateralen Wand der Labyrinthanlage ausgeht, und von einem ähnlichen vom Ectoderm ins Mesoderm

einschiessenden Zapfen nur durch eine dünne Mesodermschicht getrennt ist (Taf. 9, Fig. 19).

An der linken Seite sind die Verhältnisse der epithelialen Verbindungsreste die gleichen. Die dorsalen Enden der Labyrinthanlagen werden spitziger und deuten die beginnende Anlage des Ductus endolymphaticus an.

Embryo, 8,2 mm. Taf. 4, Fig. 13.

Die ovale Labyrinthanlage steht noch an beiden Seiten mit der Oberfläche mittels eines feinen Kanals, der an der rechten Seite im Durchschnitt 12 μ, an der linken 24 μ misst, in Verbindung. Die ectodermale Verbindung, die den eben erwähnten Kanal einschliesst, misst an der linken Seite dorsoventral 48 μ, an der rechten 36 μ (Taf. 9, Fig. 20). Die Epithelbrücke beginnt 60 μ ventral vom dorsalen Ende. Der dorsal von der ectodermalen Verbindung liegende Teil ist sichtbar zugespitzt und bildet die Anlage des Ductus endolymphaticus.

Embryo, 102 Stunden. Taf. 4, Fig. 14.

Die ovale Labyrinthanlage ist an den lateralen, cephalen und caudalen Seiten sehr gewölbt. Das zugespitzte, dorsale Ende stellt die Anlage des Ductus endolymphaticus dar. 120 μ ventral vom dorsalen Ende schiesst von der lateralen Wand der linken Labyrinthanlage ein kleiner Epithelzapfen hervor, nächst der Wand im Durchschnitt 36 μ messend (Taf. 9, Fig. 21), dessen Mittelteil am grössten ist und halbwegs zwischen der Wand der Labyrinthanlage und dem Ectoderm liegt, von dem keine entgegengesetzte Verdickung ausgeht. Dieser Epithelzapfen ist offenbar als ein Rest der früheren ectodermalen Verbindung anzusehen. Die rechte Labyrinthanlage ist vollständig abgeschnürt, ohne ectodermale Verbindungsreste.

Embryo, 108 Stunden. Taf. 4, Fig. 15.

Die Labyrinthanlage ist oval, weniger entwickelt wie bei dem vorhergehenden Embryo. Das schmaler werdende, dorsale Ende stellt die Anlage des Ductus endolymphaticus dar. An

beiden Seiten befinden sich noch Reste der früheren Verbindung mit dem Ectoderm. Ungefähr 72 μ ventral vom dorsalen Ende schiesst von der lateralen Wand der linken Labyrinthanlage ein solider Epithelzapfen ins Mesoderm gegen eine Epithelverdickung am Ectoderm, nur durch eine dünne Mesodermschicht voneinander getrennt (Taf. 9, Fig. 22). Diese epithelialen Bildungen messen dorso-ventral an der lateralen Wand der Labyrinthanlage 24 μ, am Ectoderm nur 12 μ im Durchschnitt. An der lateralen Wand der rechten Labyrinthanlage zeigen sich ähnliche Reste einer ectodermalen Verbindung, welche 120 μ ventral vom dorsalen Ende liegen und dorso-ventral im Durchschnitt 36 μ messen, wobei zu bemerken ist, dass die Epithelverdickung am Ectoderm weit stärker hervortritt als die entgegengesetzte an der Wand der Labyrinthanlage (Taf. 9, Fig. 23).

Embryo, 114 Stunden. Taf. 4, Fig. 16.

Die rechte Labyrinthanlage ist rekonstruiert. Der gut entwickelte Ductus endolymphaticus mündet an der medialen Wand in den Saccus communis. Übrigens kann man hier deutlich die Anlagen der Bogengänge mit ihren Ampullen und der Lagena unterscheiden.

Embryo, 126 Stunden. Taf. 4, Fig. 17.

Nur die rechte Labyrinthanlage ist rekonstruiert worden. Der kräftig entwickelte Ductus endolymphaticus mündet als selbständige Bildung in die mediale Wand des Saccus communis. 50 μ ventral vom dorsalen Ende befindet sich an der lateralen Wand der Labyrinthanlage beim caudalen Rand eine ectodermale Verbindung, dorso-ventral 24 μ im Durchschnitt messend. Am entgegengesetzten Teil der äusseren Fläche des Ectoderms bemerkt man eine deutliche Einsenkung (Taf. 9, Fig. 24).

Sollte ich nun hier ein generelles Urteil betreffend die Entwickelung des Ductus endolymphaticus bei den Vögeln aussprechen, wäre sicherlich die Entwickelung desselben bei der

Ente dazu geeignet, eine allgemein gültige Behauptung aufzustellen, die der schon oben (S. 31) von R. Krause zitierten diametral entgegensteht. Aber wenn auch meine Untersuchungen in ihrem Ergebnis nicht mit der Auffassung Krauses übereinstimmen, sehe ich mich doch nicht berechtigt, nach nur ein paar Tierspezies innerhalb der Vogelfauna ein abschliessendes Urteil auszusprechen.

Meine Untersuchungen über die Entenembryos ergeben, dass bei dem frühesten Stadium, 60 Stunden, nur 24 μ der ventralen Enden der Labyrinthanlagen vom Ectoderm abgeschnürt sind, wogegen die dorsal davon liegenden Teile noch in Verbindung mit dem Ectoderm stehen und teilweise noch offen sind.

In einem späteren Stadium, 89 Stunden, sind die dorsalsten Teile der Labyrinthanlage in einer Ausdehnung von 12 μ bis 24 μ vom Ectoderm abgeschnürt, an welchem sich ein Verbindungsrest befindet, der sich ventral in eine 36 μ im Durchschnitt messende Verbindung der Labyrinthanlage fortsetzt. Keine Anlage des Ductus endolymphaticus vorhanden.

Beim 94 Stunden Embryo sind die Verhältnisse die gleichen wie beim vorhergehenden.

Beim 98 Stunden Embryo hingegen haben die ectodermalen Verbindungen ihre Lage noch ventraler und gleichzeitig sind die dorsalen Teile ausgewachsen und in dorsaler Richtung schmaler geworden, die beginnenden Anlagen des Ductus endolymphaticus darstellend.

Nach diesem dürfte der 8,2 mm Embryo kommen, bei dem die Labyrinthanlage mittels eines, einen feinen Kanal in sich schliessenden Stieles mit dem Ectoderm in Verbindung steht. Diese Epithelbrücke liegt 60 μ ventral vom dorsalen Ende, welches, zugespitzt, die Anlage des Ductus endolymphaticus bildet.

102 Stunden Embryo zeigt an der lateralen Wand der linken Labyrinthanlage 120 μ ventral vom dorsalen Ende einen ectodermalen Verbindungsrest. Die Anlage des Ductus endolymphaticus ist deutlich vorhanden.

Beim 108 Stunden Embryo zeigen sich an der linken Labyrinthanlage 72 μ, an der rechten 120 μ ventral vom dorsalen Ende sowohl an der lateralen Wand wie an dem entgegengesetzten Teile des Ectoderms Reste der ectodermalen Verbindung. Am dorsalen Ende befindet sich die Anlage des Ductus endolymphaticus.

Beim 114 Stunden Embryo sieht man den Ductus endolymphaticus an der vollständig abgeschnürten Labyrinthanlage, von der vertikalen Bogengangstasche durch eine tiefe Furche abgegrenzt. Dagegen finden wir wieder beim 126 Stunden Embryo eine 24 μ dorso-ventral messende, ectodermale Verbindung 50 μ ventral vom dorsalen Ende der Labyrinthanlage, gleichzeitig einen kräftig entwickelten Ductus endolymphaticus.

Diese hier dargelegten Befunde bei Entenembryos dürften die Gültigkeit von R. Krauses oben zitierter generellen Äusserung über die Entwickelung des Ductus endolymphaticus bei den Vögeln (S. 31) bedeutend einschränken und meine bei Hühnerembryos ausgesprochene Ansicht bestätigen.

Für mich steht fest, dass, wenigstens bei Hühnern und Enten, die Behauptung Krauses nicht aufrecht erhalten werden kann, sondern dass die ectodermale Verbindung nur ein letztes Überbleibsel des Ursprungs der Labyrinthanlage vom Ectoderm darstellt, wogegen der Ductus endolymphaticus bei diesen zwei Tierarten als eine selbständige Bildung, eine Ausstülpung des dorsalen Endes der Labyrinthanlage zu betrachten ist.

## 6. Die Entwickelung des Ductus endolymphaticus bei Chrysemys marginata und Chelydra serpentina.

### Chrysemys marginata.

Embryo, 4 mm. Taf. 4, Fig. 18.

Die Labyrinthanlage steht zum grössten Teil ihrer Ausdehnung in offener Verbindung mit der Oberfläche.

Embryo, 4,8 mm. Taf. 4, Fig. 19.

Die langgestreckte, ovale Labyrinthanlage steht in offener Verbindung mit der Oberfläche. Die rechte ist an ihrem dorsalen Ende in einer Ausdehnung von 60 μ geschlossen. Von diesen sind die am dorsalsten liegenden 36 μ vom Ectoderm abgeschnürt. Die Öffnung an der Oberfläche misst nur 12 μ im Durchschnitt und liegt 60 μ ventral vom dorsalen Ende; ventral davon ist die Labyrinthanlage geschlossen und in einer Ausdehnung von 60 μ vom Ectoderm abgeschnürt.

Die Öffnung der linken Labyrinthanlage misst 24 μ und liegt nur 36 μ ventral vom dorsalen Ende und 96 μ dorsal vom ventralen Ende.

An der medialen Wand beider Labyrinthanlagen zunächst dem dorso-caudalen Rande sieht man eine dorso-ventral gehende Erhöhung (Plica verticalis Fleissig)[1], die einer kleinen Ausbuchtung im Innern der Anlage entspricht. Diese Ausbuchtung tritt am deutlichsten an der rechten Labyrinthanlage hervor (Taf. 9, Fig. 25 a, b) und bildet die Anlage des Ductus endolymphaticus.

Embryo, 4,9 mm. Taf. 4, Fig. 20.

36 μ ventral vom dorsalen Ende steht die rechte Labyrinthanlage mittels eines 36 μ dorso-ventral im Durchschnitt messenden Stieles mit dem Ectoderm in Verbindung. Hier

[1]) Fleissig hat in seiner hierunter zitierten Arbeit „Die Entwickelung des Geckolabyrinthes" der hier beschriebenen Erhöhung diesen Namen gegeben.

scheint die Schliessung der Anlage gerade vor sich gegangen zu sein, was daraus hervorgeht, dass man am dorsalsten Teil des Stieles noch deutlich die gegeneinander stossenden Epithelreihen erkennen kann, wo der letzte Zusammenschluss vor sich gegangen ist (Taf. 9, Fig. 26). Ungefähr die gleichen Verhältnisse finden wir an der linken Labyrinthanlage, nur mit dem Unterschied, dass diese 36 μ ventral vom dorsalen Ende mittels eines 12 μ dorso-ventral im Durchschnitt messenden Kanales mit der Oberfläche in Verbindung steht.

Auch hier tritt an der medialen Wand der beiden Labyrinthanlagen beim dorso-caudalen Rande die bei dem vorhergehenden Embryo besprochene Erhöhung zutage, und zwar hier noch deutlicher (Taf. 9, Fig. 27. Pl. v. Fl.), die direkte Fortsetzung vom dorsal abgeschnürten Teil der Labyrinthanlage bildend. Diese ist gerade die Anlage des Ductus endolymphaticus.

Embryo, 5,8 mm. Taf. 4, Fig. 21.

Die Labyrinthanlage ist schon geschlossen, aber steht noch mittels eines soliden, an beiden Seiten dorso-ventral 36 μ messenden, nahe dem caudalen Rande ausgehenden Epithelstranges in Verbindung mit dem Ectoderm. An der rechten Seite beginnt die Verbindung 60 μ, an der linken 48 μ ventral vom dorsalen Ende. Der Teil vom caudalen Rand, welcher in gleicher Höhe mit der ectodermalen Verbindung liegt, ist hier an beiden Seiten etwas stumpf zugespitzt, am deutlichsten an der linken Seite hervortretend, die Anlage des Ductus endolymphaticus bildend (Taf. 9, Fig. 28. Pl. v. Fl.).

Embryo, 5,6 mm. Taf. 4, Fig. 22.

Die Labyrinthanlage ist beiderseits medio-lateral etwas abgeplattet. Die rechte besitzt an ihrem dorsalen Ende eine dorso-ventral 72 μ im Durchschnitt messende, ectodermale Verbindung, die einen das Innere der Labyrinthanlage mit der Oberfläche vereinenden, kleinen, feinen Kanal umschliesst. An

der linken Labyrinthanlage beginnt die ectodermale Verbindung 36 μ ventral vom dorsalen Ende und misst dorso-ventral 60 μ im Durchschnitt, auch in ihrem Innern mit einem kleinen Kanal versehen.

Ebenso wie bei den vorhergehenden Embryos sieht man auch hier, nur wegen der Abplattung nicht so deutlich, die dorso-caudal sich befindende Erhöhung, die als Anlage des Ductus endolymphaticus zu betrachten ist, eine direkte Fortsetzung des dorsalen Teiles der Labyrinthanlage (Taf. 9, Fig. 29. Pl. v. Fl.).

Embryo, 7,5 mm. Taf. 5, Fig. 1.

Die Labyrinthanlage ist an beiden Seiten geschlossen und zeigt an ihrer medialen Fläche beim caudalen Rande die oben erwähnte, hier an der linken Labyrinthanlage besonders kräftig entwickelte Erhöhung, die Anlage des Ductus endolymphaticus, welche mittels einer tiefen Furche von dem übrigen Teile der Labyrinthanlage getrennt ist. Beim dorsalen Ende des Ductus endolymphaticus befindet sich an beiden Seiten eine breite, 36 μ dorso-ventral im Durchschnitt messende, solide, ectodermale Verbindung (Taf. 9, Fig. 31).

Embryo, 5 mm. Taf. 5, Fig. 2a, b.

Die Labyrinthanlage ist beiderseits in der Entwickelung sehr fortgeschritten, so dass sich schon die Anlagen der Bogengänge und der Lagena unterscheiden lassen. An der medialen Fläche nächst dem caudalen Rande bemerkt man eine kräftige Wölbung, die Anlage des Sacculus, von welcher der Ductus endolymphaticus ausgeht, an seinem dorsalen Ende mit einer deutlichen Erweiterung abschliessend: Saccus endolymphaticus. An der lateralen Fläche des Ductus endolymphaticus sinister bemerkt man 60 μ ventral vom dorsalen Ende eine kleine, dünne, dorso-ventral im Durchschnitt 12 μ messende, ectodermale Verbindung, aus einer einfachen Reihe Epithelzellen bestehend (Taf. 9, Fig. 30).

Fig. 1.



Fig. 2a.



Fig. 2b.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 12.




Fig. 11.




Fig. 10.

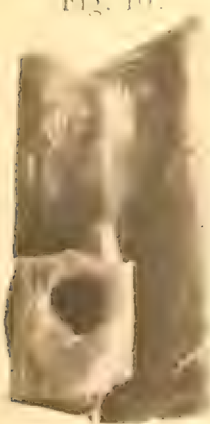



Fig. 14.




Fig. 15.



Fig. 16.




Fig. 13.




Fig. 17.



Fig. 18.




Fig. 19.



Fig. 20.



Fig. 22.




Fig. 21.




Fig. 23.




Fig. 24.



Fig. 25.




Fig. 26.




Fig. 27.




Fig. 29.




Fig. 28.




Lichtdruck
von
Albert Frisch,
Berlin W.

Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

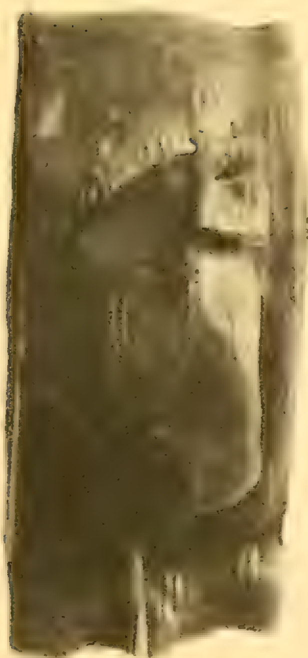


Fig. 5.



Fig. 6.



Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.

Embryo, 6 mm. Taf. 5, Fig. 3.

Die rekonstruierte, rechte Labyrinthanlage ist hier noch weiter entwickelt wie beim vorhergehenden Embryo, da sich hier die verschiedenen Teile deutlich unterscheiden lassen.

Da die der Chrysemys nahestehende Chelydra serpentina beinahe die gleichen Verhältnisse vorweist wie Chrysemys marginata, so habe ich nur die rechte Labyrinthanlage derselben rekonstruiert.

### Chelydra serpentina.

Embryo, 5,2 mm. Taf. 5, Fig. 4.

Die ovale, medio-lateral etwas abgeplattete Labyrinthanlage steht in ihrem dorsalen Ende in einer Ausdehnung von 84 μ offen.

Embryo, 5 mm. Taf. 5, Fig. 5.

Die Labyrinthanlage hat eine cephalo-caudal langgestreckte, ovale Form. 36 μ ventral vom dorsalen Ende steht sie mittels eines 60 μ dorso-ventral im Durchschnitt messenden, nahe dem dorso-caudalen Rande liegenden Stieles in Verbindung mit dem Ectoderm, von einem dorso-ventral 24 μ im Durchschnitt messenden Kanale durchzogen, der das Innere mit der Oberfläche vereinigt. An der medialen Fläche beim dorso-caudalen Rande bemerkt man eine in dorsaler Richtung gehende Wölbung, die Anlage des Ductus endolymphaticus (Taf. 9, Fig. 32 a, b. Pl. v. Fl.).

Embryo, 6 mm. Taf. 5, Fig. 6.

Die ovale Labyrinthanlage steht 24 μ ventral vom dorsalen Ende mittels eines 60 μ dorso-ventral im Durchschnitt messenden und von einem kleinen Kanale durchzogenen Stieles in Verbindung mit dem Ectoderm. Der dorso-caudale Rand zeigt beim Übergange zur medialen Fläche dieselbe Wölbung wie beim vorhergehenden Embryo, die die Anlage des Ductus endolymphaticus bildet (Taf. 10, Fig. 1. Pl. v. Fl.).

Embryo, 7,1 mm. Taf. 5, Fig. 7.

An ihrem dorsalen Ende, nahe dem caudalen Rande, steht die Labyrinthanlage in einer Ausdehnung von 72 μ in Verbindung mit dem Ectoderm mittels eines epithelialen Stranges, welcher einen das Innere der Anlage mit der Oberfläche vereinenden Kanal umschliesst. Die Anlage des Ductus endolymphaticus tritt am medio-caudalen Rande, wenn auch undeutlich, hervor (Taf. 10, Fig. 2. Pl. v. Fl.).

Embryo, 5 mm. Taf. 5, Fig. 8.

Die Labyrinthanlage zeigt an ihrem dorso-latero-caudalen Rande beim Übergange der medialen Fläche zum caudalen Rande einen recht gut entwickelten Ductus endolymphaticus, der durch eine kleine Furche, in dorso-caudo-ventraler Richtung gehend, von dem übrigen Teile des Labyrinthes abgegrenzt ist. Derselbe besitzt an seinem dorsalen Ende eine solide, dorso-ventral im Durchschnitt 36 μ messende, epitheliale Verbindung mit dem Ectoderm (Taf. 10, Fig. 3).

Embryo, 5,5 mm. Taf. 5, Fig. 9.

Die mediale Fläche der Labyrinthanlage ist kräftig gewölbt, die Anlage des Sacculus bildend, von welcher der Ductus endolymphaticus in dorsaler Richtung ausgeht, durch eine tiefe Furche vom übrigen Teile des Labyrinthes getrennt. Er erweitert sich an seinem dorsalen Ende zu einem Saccus.

Bei den frühesten Stadien von Chrysemys marginata und Chelydra serpentina stehen die Labyrinthanlagen noch offen. Bei den darauffolgenden älteren Stadien finden sich ectodermale Verbindungen vor, welche anfangs einen kleinen, mit der Oberfläche in Verbindung stehenden Kanal umschliessen, und die ihre Lage mehr oder weniger ventral vom dorsalen Ende, nahe dem caudalen Rande haben. Schon frühzeitig merkt man beim Übergange von der medialen Fläche in den caudalen Rand, nahe dem dorsalen Ende, eine deutliche Ausbuchtung der Wand der Labyrinthanlage in dorso-medialer Richtung (Plica

verticalis Fleissig), welche Ausbuchtung sich in das dorsale Ende fortsetzt und die Anlage des Ductus endolymphaticus darstellt. Gleichzeitig mit der Stielbildung der Labyrinthanlage vom Ectoderm und unabhängig von dieser ectodermalen Verbindung tritt also bei diesen beiden Schildkrötenarten die Anlage des Ductus endolymphaticus auf, deren weitere Entwickelung in dorsaler Richtung man deutlich bei 4,9, 5,6 und 7,5 mm Chrysemys marginata-Embryos (Taf. 5, Figg. 3, 5 und 6), sowie bei 5, 6, 7,1 und 5 mm Chelydra serpentina-Embryos (Taf. 5, Figg. 10—13) verfolgen kann. Wie aus den Modellen hervorgeht, schliessen sich die Labyrinthanlagen in ventro-dorso-caudaler Richtung. Durch den schnellen Wuchs des Ductus endolymphaticus findet die ectodermale Verbindung zum Schluss ihren Platz auf diesem.

Dieses Ergebnis meiner Untersuchungen stimmt in seinen hauptsächlichsten Teilen mit dem von Fleissig überein, welches er in seiner Arbeit, „Die Entwickelung des Geckolabyrinthes", dargelegt hat. S. 61 schreibt er: „Der Ductus endolymphaticus, der . . . an den vollständig abgeschnürten Bläschen als dessen dorsalster Abschnitt bereits vorhanden ist, wächst nicht in cranialer Richtung aus, sondern dringt stetig nach unten vor, indem er sich aus der medialen Wand des Labyrinthbläschens abschnürt."

Doch muss ich bemerken, dass seine Auffassung von der Art des Wachstums des Ductus endolymphaticus an meinen Modellen von Chrysemys marginata und Chelydra serpentina keine Stütze findet, da man zuerst die Ausbuchtung des dorsocaudalen Randes und dann das weitere Wachstum des Ductus endolymphaticus in dorsaler Richtung beobachten kann.

Fleissig fügt in seiner oben genannten Arbeit hinzu (S. 65): „. . . wenn seine Spitze (der Ductus endolymphaticus) bei dem Embryo $\gamma$ die der Plica verticalis überragt, so ist der Grund dafür in der starken Auftreibung des Saccus endolympha-

ticus zu suchen. . . .“ Dieser Ausspruch lässt sich nicht mit dem Aussehen der Modelle Taf. 5, Fig. 6 von Chrysemys marginata und Taf. 5, Fig. 13 von Chelydra serpentina vereinigen, die einen gut entwickelten Ductus endolymphaticus vorweisen, welcher sich dorsal bedeutend über die vertikale Bogengangstasche erhebt, wo sich aber noch kein Saccus endolymphaticus entdecken lässt.

Im Gegensatz zu oben Angeführtem schreibt O. Hertwig in der letzten Auflage (1910) seines „Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere“: „Bei den Vögeln und Säugetieren dagegen löst sich frühzeitig der Verbindungsstiel von der Oberhaut vollständig ab und wächst dann gleichfalls dorsalwärts zu dem langen Labyrinthanhang aus. . . . Auch bei Amphibien und Reptilien hat der Labyrinthanhang eine ähnliche Entstehung, da die vergleichenden Untersuchungen von R. Krause die Angaben mehrerer Forscher, dass der Stiel an der Abschnürungsstelle ganz verschwinde und der Labyrinthanhang eine neue Ausstülpung sei, nicht bestätigt haben.“

Eine ähnliche Auffassung vertritt Rabinowitsch in seiner Arbeit „Über die Entwickelung des häutigen Labyrinthes bei Emys europaea“. Bei seinen Untersuchungen fand Rabinowitsch nun, wenn auch bei einem verhältnismässig älteren Stadium, die gleiche Falte, die Fleissig unter dem Namen Plica verticalis erwähnt. Er schreibt nämlich S. 15: „Das Röhrchen (Ductus endolymphaticus) selbst mündet sehr hoch, fast in der Mitte der vertikalen Tasche; eine Falte von ihm erstreckt sich jedoch deutlich nach unten, die obere mediale Wand der Pars inferior leicht ausstülpend. Diese Falte ist eine ganz frische Ausstülpung, die deutlich zeigt, aus welchem Material der untere Teil des Ductus sich allmählich bildet.“ Bei frühzeitigeren Embryos von Emys europaea scheint er diese Falte nicht gefunden zu haben.

O. Hertwigs oben zitierter Ausspruch steht in vollem Gegensatz zu dem, was R. Krause (1901) in seiner Arbeit, „Die Entwickelung des Aquaeductus vestibuli sive Ductus endolymphaticus", äussert, wo er sich für die selbständige Entwickelung des Ductus endolymphaticus bei den Reptilien aus dem dorsalen Ende der Labyrinthanlage ausspricht. Zu letzterem Resultat kommt auch K. Peter nach seinen Untersuchungen an Eidechsen.

Als Schlusswort zu meinen Untersuchungen, indem ich auf meine Modellbeschreibungen und Schnittzeichnungen früherer Stadien von Chrysemys marginata- und Chelydra serpentina-Embryos hinweise, möchte ich die Behauptung aufstellen: Der Ductus endolymphaticus bei diesen beiden Arten entwickelt sich durch eine selbständige Ausstülpung beim dorso-caudalen Rande der medialen Wand der Labyrinthanlage, um in seiner späteren Entwickelung in dorsaler Richtung zu wachsen; weiter dass der Ductus endolymphaticus in seinem Wachstum nichts mit der ectodermalen Verbindung zu tun hat.

## 7. Die Entwickelung des Ductus endolymphaticus beim Frosch.

Embryo, 3 mm. Taf. 5, Fig. 10.

Die an beiden Seiten offen stehende Labyrinthanlage ist durch eine Einsenkung von der inneren Schicht des Ectoderms entstanden, während die äussere Ectodermschicht, sie deckend, darüberliegt. 24 μ caudal vom cephalen Ende geht vom dorsalen Rande der rechten Labyrinthanlage in dorsaler Richtung ein kräftiger Epithelzapfen aus, der cephalo-caudal 72 μ im Durchschnitt misst (Taf. 10, Fig. 4). Dieser bildet die Anlage des Ductus endolymphaticus. Die linke Labyrinthanlage verhält sich ungefähr ebenso.

Embryo, 3,5 mm. Taf. 5, Fig. 11.

Die Labyrinthanlage ist beiderseits geschlossen. Die rechte

steht noch 40 μ caudal vom cephalen Ende mittels einer 10 μ im Durchschnitt messenden, soliden Epithelbrücke in Verbindung mit dem Ectoderm (Taf. 10, Fig. 5). 90 μ caudal vom cephalen Ende derselben schiesst in dorsaler Richtung die cephalo-caudal 80 μ im Durchschnitt messende Anlage des Ductus endolymphaticus heraus.

Die linke Labyrinthanlage ist vollständig abgeschnürt und hat im übrigen das gleiche Aussehen wie die rechte.

Embryo, 4 mm. Taf. 5, Fig. 12.

Die an beiden Seiten oval geformte Labyrinthanlage ist vom Ectoderm vollständig abgeschnürt. Die in dorsaler Richtung gehende Anlage des Ductus endolymphaticus der rechten beginnt 96 μ caudal vom cephalen Ende und misst cephalo-caudal im Durchschnitt 72 μ (Taf. 10, Fig. 6).

Die linke beginnt 84 μ caudal vom cephalen Ende und misst cephalo-caudal 60 μ im Durchschnitt.

Embryo, 7 mm. Taf. 5, Fig. 13.

Die vollständig abgeschnürte, rundlich ovale Labyrinthanlage besitzt beiderseits einen gut entwickelten Ductus endolymphaticus, welcher an der rechten 84 μ, an der linken 48 μ caudal vom cephalen Ende in dorsaler Richtung herausschiesst, cephalo-caudal im Durchschnitt 72 μ messend (Taf. 10, Fig. 7).

Embryo, 8 mm. Taf. 5, Fig. 14.

Die Labyrinthanlage hat an beiden Seiten ungefähr dasselbe Aussehen wie beim vorhergehenden Embryo. An der linken beginnt der Ductus endolymphaticus 120 μ ventral vom dorsalen Ende und misst cephalo-caudal 60 μ im Durchschnitt. An der rechten hat der Ductus endolymphaticus 96 μ caudal vom cephalen Ende seinen Anfang und misst cephalo-caudal im Durchschnitt 72 μ. Er geht vom Saccus communis aus, beginnt als ein kurzer, feiner Kanal, der sich dorsal zu einem kleinen Saccus erweitert (Taf. 10, Fig. 8).

Die hier oben beschriebenen Rekonstruktionsmodelle der

Labyrinthanlagen bei frühen Stadien von Froschembryos geben ein deutliches Bild der Entwickelung des Ductus endolymphaticus beim Frosch. 3 mm Embryo zeigt, dass die in dorsaler Richtung gehende Anlage des Ductus endolymphaticus schon besteht, ehe sich die Labyrinthanlage geschlossen hat. Diese Anlage findet sich an entsprechendem Platz beim 3,5 mm Embryo, wo beide Labyrinthanlagen geschlossen sind, die linke vollständig abgeschnürt ist, die rechte aber mittels eines cephalocaudal 10 μ im Durchschnitt messenden Epithelstranges mit dem Ectoderm in Verbindung steht.

Die weitere Entwickelung der Anlage des Ductus endolymphaticus kann man bei den nachfolgenden Modellen von 4,7 und 8 mm Embryos verfolgen, bei denen sie dieselbe Lage wie bei den frühesten Stadien einnimmt. Beim 8 mm Embryo haben wir schon einen kurzen Kanal, Ductus, der in eine kleine Erweiterung, Saccus, endet.

Mit voller Deutlichkeit begründen diese Modelle die Auffassung, dass der Ductus endolymphaticus beim Frosch nichts mit der ectodermalen Verbindung zu tun hat, sondern als eine vollkommen selbständige Ausstülpung des dorsalen Endes der Labyrinthanlage zu betrachten ist.

Dieses Ergebnis meiner Untersuchungen stimmt also vollständig überein mit dem von Corning, der in seiner Arbeit, „Über einige Entwickelungsvorgänge am Kopfe der Anuren", (S. 190) folgendes schreibt: „Dieser Recessus labyrinthi ist also zu einer Zeit angelegt, wo der Schluss der Platte erst angefangen hat, und kann keineswegs als die Stelle bezeichnet werden, an welcher das Gehörbläschen sich zuletzt schliesst."

Zum gleichen Resultat ist auch Netto nach Untersuchungen von Axolotl gekommen, und derselben Auffassung sind Poli und K. Peters nach Studien an resp. Hyla und Eidechse. Das gleiche spricht auch Okajima in seiner Arbeit, „Die Entwickelung des Gehörorgans von Hynobius", aus. S. 43

schreibt er: „Aus dem eben Auseinandergesetzten ergibt sich, dass die Spitze des Ductus endolymphaticus bei Hynobius mit der Abschnürungsstelle des Hörbläschens nicht übereinstimmt."

Im Gegensatz hierzu äussert O. Hertwig in der letzten Auflage (1910) seines Buches „Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere", dass bei Amphibien „die vergleichenden Untersuchungen von R. Krause die Angaben mehrerer Forscher, dass der Stiel an der Abschnürungsstelle ganz verschwinde, und der Labyrinthanhang eine neue Ausstülpung sei, nicht bestätigt haben".

Dass O. Hertwigs und R. Krauses Auffassung nicht stimmt, geht, wie schon oben gesagt, aus meinen Modellen hervor. Diese zeigen ja deutlich, dass der Ductus endolymphaticus beim Frosch schon angelegt ist, während noch die Labyrinthanlage in offener Verbindung mit der Oberfläche steht.

## 8. Die Entwickelung des Ductus endolymphaticus bei Lepidosteus osseus und Salmo iridis.

Wie bekannt, gehört Lepidosteus osseus zu den Knochenganoiden, welche eine Übergangsgruppe zwischen Selachier und Teleostier darstellen. Bei Lepidosteus osseus entwickelt sich der Ductus endolymphaticus deutlich und das gleiche ist auch bei der Art der Teleostier, Salmo iridis, der Fall, welche ich als Untersuchungsobjekt gewählt habe, weshalb ich diese Arten gleich nacheinander beschreibe.

### Lepidosteus osseus.

Embryo, 3,5 mm.

Die langgestreckte, ovale Labyrinthanlage steht an beiden Seiten zum grössten Teile ihrer Ausdehnung mit dem Ectoderm in Verbindung. Die schon vollständig geschlossene linke ist an ihrem caudalen Ende nur in einer Ausdehnung von 36 μ vom Ectoderm abgeschnürt. Die rechte ist noch nicht ganz

geschlossen, da man 80 μ cephal vom caudalen Ende einen kleinen, feinen, nur 5 μ im Durchschnitt messenden Kanal bemerkt, der vom Innern der Labyrinthanlage zur Oberfläche führt, von welcher er aber durch die äussere Ectodermschicht getrennt ist (Taf. 10, Fig. 9). Sie ist an ihrem caudalen Ende nur in einer Ausdehnung von 20 μ vom Ectoderm abgeschnürt.

Embryo, 5 mm. Taf. 5, Fig. 15.

Die langgestreckte, ovale Labyrinthanlage steht beiderseits an ihrem cephalen Ende in Verbindung mit dem Ectoderm mittels eines feinen, schlanken Stieles, der an der rechten cephalo-caudal 7,5 μ, an der linken 15 μ misst (Taf. 10, Fig. 10). Im übrigen sind sie vollständig abgeschnürt und nichts deutet auf eine Anlage des Ductus endolymphaticus.

Embryo, 4,2 mm. Taf. 5, Fig. 16.

Die Labyrinthanlage ist an beiden Seiten vollständig vom Ectoderm abgeschnürt; nur an der rechten findet sich am cephalen Ende ein Rest der früheren, ectodermalen Verbindung vor, wie eine Epithelinsel aussehend, cephalo-caudal 24 μ messend, und die im Ectoderm liegt, aber vom Epithel desselben abgegrenzt ist. Beide Labyrinthanlagen sind an ihren cephalen Enden gegen das Ectoderm zu etwas zugespitzt (Taf. 10, Fig. 11). Keine Anlage des Ductus endolymphaticus vorhanden.

Embryo, 8 mm. Taf. 5, Fig. 17.

Die langgestreckte, ovale Labyrinthanlage ist vom Ectoderm vollständig abgeschnürt, und es finden sich weder Reste einer ectodermalen Verbindung, noch eine Anlage des Ductus endolymphaticus vor.

Embryo, 8,5 mm. Taf. 5, Fig. 18.

Die Labyrinthanlage hat eine langgestreckte, ovale Form. 156 μ caudal vom cephalen Ende bemerkt man an dem dorsalen Rande eine kleine, begrenzte Epithelverdickung, cephalo-caudal im Durchschnitt 36 μ messend (Taf. 10, Fig. 12a). Diese Epithelverdickung scheint durch eine lokale Zellen-

proliferation in der Wand nebst einer gleichzeitigen Ausstülpung entstanden zu sein, wobei sich ein dickerer dorsaler und dünnerer ventraler Teil gebildet hat. Da, wo die Epithelzellen dieser beiden Teile dicht gegeneinander liegen, hat man den Eindruck, dass ein Kanal sich zu bilden im Begriff ist. Dies ist die erste Anlage des Ductus endolymphaticus (Taf. 10, Fig. 12 b).

Embryo, 9,1 mm. Taf. 5, Fig. 19.

Die Labyrinthanlage weist an ihrem dorso-medialen Rande die gleiche Epithelverdickung, wie wir sie bei dem vorhergehenden Embryo beobachtet haben, vor. Dieselbe ist aber kräftiger entwickelt, und bei stärkerer Vergrösserung sieht man deutlich, dass eine Ausstülpung, einen kleinen, noch undeutlichen Kanal, die Anlage des Ductus endolymphaticus, einschliessend, aus der Wand der Labyrinthanlage vorliegt. Die dorso-mediale Wand des Ductus endolymphaticus besteht aus zweischichtigem Epithel, wogegen die latero-ventrale nur aus einschichtigem gebildet ist. Die letztere liegt dicht an der medialen Wand des Saccus communis, die beim Übergang in die latero-mediale des Ductus endolymphaticus bedeutend dicker ist als der dorsal davon liegende Teil. Der Ductus endolymphaticus erhöht sich etwas dorsal über der dorsalen Wölbung der Labyrinthanlage (Taf. 10, Fig. 13). Im übrigen kann man schon die Anlagen der Bogengänge mit ihren Ampullen und der Lagena unterscheiden.

Embryo, 11 mm. Taf. 6, Fig. 20.

Die Labyrinthanlage hat hier einen höheren Grad der Entwickelung erreicht, so dass man deutlich ihre verschiedenen Teile unterscheiden kann. An derselben Stelle, wo sich beim vorhergehenden Embryo an dessen dorso-medialer Wand die Epithelverdickung vorfand, sehen wir recht bemerkenswerte Veränderungen. An der dorso-medialen Wand der Labyrinthanlage zeigt sich nämlich 228 μ caudal vom cephalen Ende,

medial von der vertikalen Bogengangstasche, eine ungefähr 40 μ cephalo-caudal im Durchschnitt messende Bildung, einen feinen Kanal, Ductus endolymphaticus, umschliessend, der den Saccus communis mit einer kleinen, mit äusserst dünner Wand versehenen Erweiterung, Saccus, verbindet, der sich dorso-medial über die dorsalste Wölbung der Labyrinthanlage erhebt (Taf. 10, Fig. 14 a). Sowohl die mediale als die laterale Wand des Ductus endolymphaticus besteht aus einschichtigem, fast kubischem Epithel; dessen laterale Wand liegt dicht an der medialen, gleichfalls aus einschichtigem, fast kubischem Epithel bestehenden Wand des Saccus communis. Eine zweischichtige Epithelwand trennt also den Ductus endolymphaticus vom Saccus communis (Taf. 10, Fig. 14 b).

Embryo, 14 mm. Taf. 6, Fig. 21.

Die Labyrinthanlage zeigt 240 μ caudal vom cephalen Ende einen vom medialen Teil des Saccus communis, medial von der vertikalen Bogengangstasche, ausgehenden und mit dessen Wand intim vereinten Ductus endolymphaticus, der gleich dorsal von der dorsalsten Wölbung der Labyrinthanlage in einen kleinen, mit dünnen Wänden versehenen Saccus endet.

Embryo, 18,7 mm. Taf. 6, Fig. 22.

Hier sind die Verhältnisse beinahe gleichartig wie bei dem vorhergehenden Embryo.

Embryo, 20,5 mm. Taf. 6, Fig. 23.

492 μ caudal vom cephalen Ende der Labyrinthanlage sieht man an der dorso-medialen Wand den kräftig entwickelten Ductus endolymphaticus, wie einen verhältnismässig breiten Kanal, der gleich dorsal von der Mitte des Saccus communis ausgeht, und welcher parallel und intim vereint mit der medialen Wand des Labyrinthes in rein dorsaler Richtung läuft, um etwas ventral von der dorsalsten Wölbung der Labyrinthanlage in den mit dünnen Wänden versehenen Saccus endolymphaticus zu enden (Taf. 10, Fig. 15 a). Sowohl die mediale

als die laterale Wand des Ductus endolymphaticus besteht aus einschichtigem, niedrigem Epithel; dessen laterale Wand ist mit der medialen, auch aus einschichtigem, niedrigem Epithel gebildeten Wand des Saccus communis intim vereint. Eine zweischichtige Epithelwand trennt also den Ductus endolymphaticus vom Saccus communis (Taf. 10, Fig. 15 b).

Ich gehe nun zur Beschreibung der von mir gemachten Rekonstruktionsmodelle früher Embryos von Salmo iridis über. Die Länge derselben ist nicht angegeben, nur das Alter in Tagen. Bei allen Embryos ist die rechte Labyrinthanlage rekonstruiert.

### Salmo iridis.

Embryo, 27 Tage. Taf. 6, Fig. 24.

Die Labyrinthanlage, die vollständig vom Ectoderm abgeschnürt ist und auch keine Reste einer ectodermalen Verbindung vorweist, hat eine unregelmässig ovale Form mit grösstem Diameter in dorso-ventraler Richtung. Die Anlage der Bogengänge und der Lagena lässt sich schon erkennen. Ihre mediale Fläche ist glatt ohne Wölbung in medialer Richtung. Die mikroskopische Untersuchung der medialen Wand lässt nirgends eine lokale Epithelverdickung, entsprechend der beim 8,5 mm Lepidosteus osseus beschriebenen, wahrnehmen.

Embryo, 28 Tage. Taf. 6, Fig. 25.

Die verschiedenen Teile der Labyrinthanlage lassen sich deutlich unterscheiden. 120 μ caudal vom cephalen Ende befindet sich an der medialen Wand der rechten Labyrinthanlage, gleich ventral vom dorsalen Rande eine Epithelverdickung, welche cephalo-caudal 60 μ im Durchschnitt misst, die Anlage des Ductus endolymphaticus. Dieselbe wölbt sich leicht medial gegen das Gehirn und bildet lateral in den Saccus communis einen Epithelzapfen (Taf. 10, Fig. 16 a). Die Epithelverdickung besteht aus einem ventro-medialen und einem dorso-lateralen

Teil, deren Zellen ein recht verschiedenes Aussehen zeigen; die Zellen im dorsalen Teil, der zapfenförmig in den Saccus communis hineinragt, sind zum grössten Teil länglich, gleichsam abgeplattet, eine kleine, seichte Einsenkung in der Epithelverdickung umschliessend, wogegen die Epithelzellen des ventral davon liegenden Teiles abgerundet und unregelmässig geordnet sind und nach und nach in das einschichtige, fast kubische Epithel übergehen, woraus der ventral davon liegende Teil der Wand des Saccus communis besteht. Dorsal grenzt sich die Epithelverdickung scharf von dem hier an die Wand des Saccus communis anstossenden, einschichtigen, niedrigen Epithel ab (Taf. 10, Fig. 16 b).

An der linken Labyrinthanlage beobachtet man an dem entsprechenden Platze die gleiche Bildung. Sie ist hier kräftiger entwickelt und bildet eine kleine Ausstülpung, die Anlage des Ductus endolymphaticus, in der Wand, wobei sich das kleine Lumen in derselben vom Saccus communis durch eine lippenförmige, in den Saccus hineinragende, laterale, zweischichtige Epithelwand trennt.

Embryo, 30 Tage. Taf. 6, Fig. 26.

96 μ caudal vom cephalen Ende der Labyrinthanlage beginnt eine 48 μ cephalo-caudal im Durchschnitt messende Epithelverdickung, die der bei dem vorhergehenden Embryo ähnlich ist und am gleichen Platz sich vorfindet. Sie ist kräftiger entwickelt und umschliesst einen kleinen, dorsal blind endenden Kanal, die Anlage des Ductus endolymphaticus, vom Saccus communis, in welchem er ventral einmündet, durch eine dünne, zweischichtige Epithelwand getrennt, die daraus entstanden ist, dass die laterale Wand der ausgestülpten Anlage des Ductus endolymphaticus mit der medialen Wand des Saccus communis verschmolzen ist (Taf. 11, Fig. 17).

Embryo, 32 Tage. Taf. 6, Fig. 27.

180 μ caudal vom cephalen Ende der Labyrinthanlage be-

findet sich an der medialen Wand, ventral vom dorsalen Rande, eine kleine Erhöhung. Auf der Schnittzeichnung (Taf. 10, Fig. 18a) sieht man, dass sie einen dorsal blind endenden Kanal, die Anlage des Ductus endolymphaticus, umschliesst, dessen Lumen cephalo-caudal 24 μ im Durchschnitt misst, und der ventral in den Saccus communis mündet, lateral von dem letzteren durch eine dünne, mit seiner medialen Wand intim vereinte Epithelwand getrennt, die, wie beim vorhergehenden Embryo, also aus zwei Epithelschichten besteht (Taf. 10, Fig. 18b).

Embryo, 37 Tage. Taf. 6, Fig. 28.

Die bei vorhergehendem Embryo beschriebene Erhöhung in der medialen Wand der Labyrinthanlage gilt auch für dieses Embryo, nur dass hier der Kanal, der die Anlage des Ductus endolymphaticus bildet, kräftiger entwickelt ist (Taf. 11, Fig. 19).

Embryo, 42 Tage. Taf. 6, Fig. 29.

Die verschiedenen Teile der Labyrinthanlage sind schon deutlich entwickelt. 312 μ caudal vom cephalen Ende zeigt sich an der medialen Wand, mit ihr intim vereint, der Ductus endolymphaticus als ein dorsal blind und gleich ventral von der dorsalen Wölbung der Labyrinthanlage endender Gang. Er reicht ventral bis ungefähr zur Mitte der medialen Wand, wo er in den Saccus communis einmündet (Taf. 11, Fig. 20a). Dass die Epithelwand, die Ductus endolymphaticus vom Saccus communis trennt, aus zwei Epithelschichten besteht, ist hier sehr schwer zu unterscheiden (Taf. 11, Fig. 20b).

Aus den oben beschriebenen Modellen der Labyrinthanlage von Lepidosteus osseus und Salmo iridis geht hervor, dass die Entwickelung des Ductus endolymphaticus bei diesen beiden Arten ziemlich die gleiche ist. Bei 8,5 mm Lepidosteus osseus und 28 Tage Salmo iridis beginnt sie wie eine lokale Epithelverdickung an der medialen Wand der Labyrinthanlage nahe der dorsalen Wölbung. Im darauffolgenden Stadium beobachtet

man eine Ausstülpung dieser Epithelverdickung in medio-dorsaler Richtung, wobei sich ein kurzer, kleiner Kanal bildet, lateral von einer dünnen, zweischichtigen Epithelwand begrenzt, die ihn vom Saccus communis trennt. Nach und nach wächst dieser Gang in dorsaler Richtung, gleichmässig mit den übrigen Teilen des Labyrinthes, wobei derselbe sich bei Lepidosteus osseus kräftiger entwickelt und sich allmählich über die dorsalste Wölbung der Labyrinthanlage erhebt, wo er eine Erweiterung, Saccus endolymphaticus, bildet.

Bei Salmo erreicht der Ductus endolymphaticus nicht die gleiche, kräftige Entwickelung, und obgleich er sich dorsal etwas erweitert, kann man doch nicht von einem wirklichen Saccus sprechen, ebensowenig erreicht er die dorsale Wölbung der Labyrinthanlage, sondern schliesst ventral davon.

Bei der ältesten von mir rekonstruierten Labyrinthanlage des Lepidosteus osseus von 20,5 mm erreicht der Ductus endolymphaticus kaum die dorsale Wölbung.

Sind wir nun berechtigt, diese in der medialen Labyrinthwand liegende Bildung Ductus endolymphaticus zu nennen?

In der mir zugänglichen Literatur fand ich nur sehr sparsame Mitteilungen über diesen Gegenstand. G. Retzius beschreibt schon 1872 in seinem berühmten Werk, „Das Gehörorgan der Knochenfische", einen vom Sacculus dorsal ausgehenden Gang, den er Ductus sacculi nannte.

Dieser ist wohl die gleiche Bildung, die Retzius 1881 in seiner Arbeit, „Das Gehörorgan der Fische und der Amphibien", unter dem Namen Ductus endolymphaticus beschreibt. Auch Hasse erwähnt schon 1873 bei den Knochenfischen diese Bildung unter gleicher Benennung.

v. Noorden veröffentlichte 1887 eine grössere Arbeit, „Die Entwickelung des Labyrinthes bei den Knochenfischen", in der er auf S. 257 hinsichtlich des Ductus endolymphaticus zu folgendem Ergebnis kommt: „Bis zu der Zeit, wo die Bogen-

gänge entwickelt sind und ihre Scheidung untereinander und insgesamt vom Utriculus schon erheblich vorgeschritten ist (also bei den Salmoniden bis zum 120. Tage . . .), ist von der Anlage eines Ductus endolymphaticus keine Spur vorhanden."

In seiner Arbeit, „Entwickelungsgeschichte des Gehörorgans", in O. Hertwigs „Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere" stützt sich R. Krause in dem Teil, der „Die Bildung des Ductus endolymphaticus" behandelt, auf v. Noordens Arbeit, verneint aber die Richtigkeit von Retzius' und Hasses Auffassung. Er äussert: „Das, was man mit diesem Namen (Ductus endolymphaticus) belegte, hat entwickelungsgeschichtlich nichts damit zu tun. Es entsteht erst sehr spät, dann, wenn schon alle anderen Teile des Gehörorgans ausgebildet sind und stellt einen kleinen, sich aus Sacculus ausstülpenden Recessus dar, der nie eine bedeutende Ausdehnung erlangt und niemals an seinem Ende eine sackförmige Erweiterung trägt. Bei vielen Knochenfischen fehlt das Gebilde auch gänzlich. Man mag es da, wo es vorkommt, als einen Recessus dorsalis sacculi bezeichnen, ein Ductus endolymphaticus ist es aber nicht." Wiedersheim ist auch ungefähr gleicher Meinung.

Dagegen sagt Tschernoff in seiner Arbeit, „Über den Bau des Gehörorgans von Exocoetus", dass unter anderem ein kleiner Ductus endolymphaticus für dessen Labyrinth charakteristisch ist, und er illustriert dieses mit einer Figur, auf der man diesen Gang vom Sacculus ausgehen und ganz kurz in dorsaler Richtung, parallel mit Sinus superior fortlaufen sieht.

Meine Untersuchungen zeigen, dass sowohl bei Lepidosteus osseus wie auch bei Salmo iridis ein Ductus endolymphaticus sich auf dieselbe Art entwickelt, und zwar schon in einem recht frühen Stadium. Es kommt mir vor, als ob die oben genannten Verfasser dessen Entwickelung nicht so weit zurück verfolgt haben, da sie behaupten können, dass der Gang, den ich für

Fig. 1.



Fig. 2a.

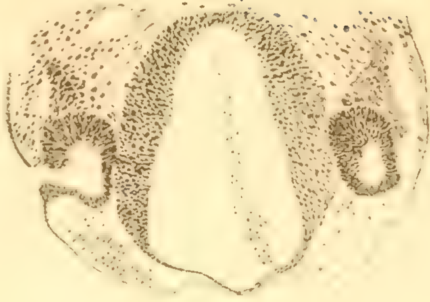


Fig. 2b.



Fig. 3.



Fig. 4.

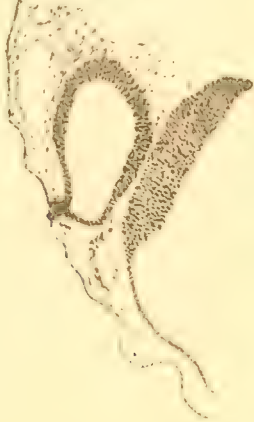


Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 8.



Fig. 10.



Fig. 7.



Fig. 9.



Fig. 15.



Fig. 17.



Fig. 16.



Fig. 11.



Fig. 14.



Fig. 12.



Fig. 13.



Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.

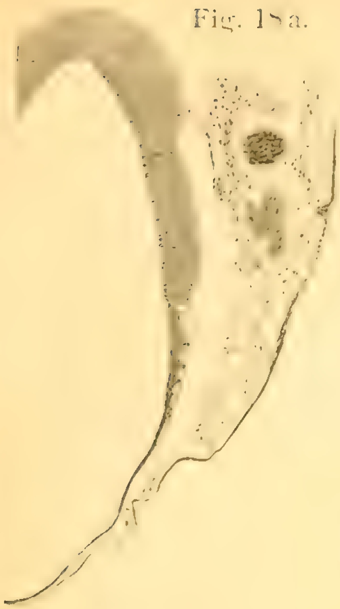

Fig. 18a.


Fig. 18b.

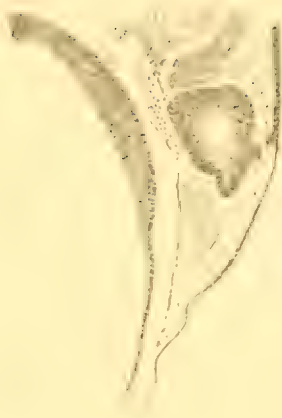

Fig. 19.


Fig. 20.


Fig. 23.

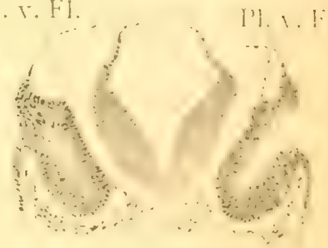


Fig. 25a.


Fig. 21.


Fig. 22.



Fig. 25b.

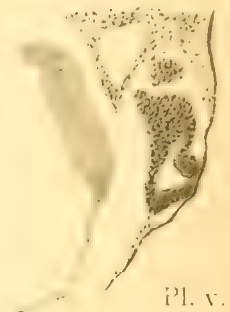


Fig. 26.


Fig. 24.



Fig. 27.



Fig. 28.



Fig. 29.


Fig. 30.


Fig. 31.



Fig. 32a.



Fig. 32b.

den Ductus endolymphaticus ansehe, sich erst, nachdem alle anderen Teile des Gehörorgans entstanden sind, entwickelt.

Bei Salmo iridis hat er seinen Platz an der gleichen Stelle, wie bei anderen Wirbeltieren, und entwickelt sich vollkommen ebenso wie bei Lepidosteus osseus. Warum er unter solchen Verhältnissen nicht auch bei Salmo iridis den Namen Ductus endolymphaticus tragen soll, ist mir unverständlich. Die Entwickelung dieses Ganges ist bei Lepidosteus osseus sowie auch bei Salmo iridis vollkommen dieselbe und entsteht wie bei den früher genannten Wirbeltieren durch eine Ausstülpung an der Wand der Labyrinthanlage. Warum dann zu einem neuen Namen, Ductus dorsalis sacculi, greifen, der vollständig irreleitet?

Dieses Ergebnis stimmt vollständig überein mit der Mitteilung, die Wenig hinsichtlich seiner Untersuchungen an Trutta fario in seiner Arbeit, „Die Entwickelung des Ductus endolymphaticus bei den Knochenfischen", macht. Nachdem er die bei frühen Stadien an der medialen Wand der Labyrinthanlage auftretende Epithelverdickung erwähnt, schreibt er: „Bei den nächstälteren Stadien sehen wir, dass das dorsal gelegene, dünn gebliebene Epithel sich um diese Wandverdickung einstülpt. Die so entstandene zweischichtige Lamelle streckt sich nun ventralwärts und verwächst mit ihren seitlichen Rändern mit der Medialwand. So schnürt sich ein Teil des Alveusraumes ab. Sobald die herabwachsende Lamelle eine gewisse Grenze erreicht hat, verbreiten sich ihre Ränder auf der Medialwand, die jetzt den Alveusraum einzuschnüren beginnt. So entsteht erst jetzt die dorsale Abgrenzung des Sacculus. Der abgeschnürte Raum ist das Lumen des Ductus endolymphaticus."

Wie aus Taf. 10, Fig. 16 a, b von 28 Stunden Salmo iridis und aus Taf. 10, Fig. 12 a, b von 8,5 mm Lepidosteus hervorgeht, nimmt das dorsal von der Epithelverdickung liegende,

einschichtige, niedrige Wandepithel nicht direkt teil an der Bildung des Ductus endolymphaticus, sondern die Epithelverdickung wird durch Zellenproliferation dicker und wölbt sich in medialer Richtung, wobei sich ein etwas dickerer medialer und ein dünnerer lateraler Teil bildet, dessen Epithelzellen zuerst aneinander liegen ohne Lumen. Diese durch eine Ausstülpung entstandene Bildung wächst allmählich in dorsaler Richtung, in ihrem Innern einen feinen Kanal umschliessend, wobei die laterale Wand mit der medialen der Labyrinthanlage verschmilzt. Der Ductus endolymphaticus wächst darauf weiter dorsal in die Länge gleichzeitig mit den dorsalen Teilen der Labyrinthanlage, was beweist, dass er nicht durch einen Einstülpungs-, sondern durch einen Ausstülpungsprozess entstanden ist.

## 9. Die Entwickelung des „Ductus endolymphaticus" bei Torpedo ocellata.

Embryo, 6 mm. Taf. 7, Fig. 1.

Die Labyrinthanlage hat ihren grössten Diameter in cephalocaudaler Richtung mit geschlossenem und vom Ectoderm in einer Ausdehnung von 72 μ abgeschnürtem, cephalem Ende. Der übrige Teil steht in offener Verbindung mit der Oberfläche, wobei die caudalen Teile nach und nach ohne bestimmte Grenze ins Ectoderm übergehen.

Embryo, 7 mm. Taf. 7, Fig. 2.

Die Labyrinthanlage hat eine höhere Entwickelung erreicht, als beim vorhergehenden Embryo, mit grösstem Diameter in dorso-ventraler Richtung, wodurch sie eine pyramidale Form mit der Spitze in cephaler Richtung erhalten hat. Ihr cephales Ende ist geschlossen und in einer Ausdehnung von 144 μ vom Ectoderm abgeschnürt. Die Öffnung an der lateralen Wand ist bedeutend kleiner geworden, im Durchschnitt cephalo-caudal 84 μ messend, und anstatt, wie beim vorhergehenden Stadium,

beinahe die ganze laterale Fläche der Labyrinthanlage einzunehmen, hat sie sich in dorso-caudaler Richtung zusammengezogen, auf der lateralen Fläche liegend, aber nahe dem dorsocaudalen Rande, mit ungefähr gleichem Diameter in dorsoventraler wie in cephalo-caudaler Richtung, wodurch die Öffnung eine beinahe runde Form erhalten hat (Taf. 11, Fig. 21).

Embryo, 8 mm. Taf. 7, Figg. 3 u. 4.

Die Labyrinthanlage ist hier noch weiter entwickelt, hat aber ihre cephalo-caudal pyramidale Form beibehalten. Die Öffnung an der lateralen Fläche der rechten ist beinahe rund und hat sich noch mehr gegen den caudo-latero-dorsalen Rand zusammengezogen, im Durchschnitt 36 μ messend. Ihre ectodermale Verbindung beginnt 36 μ cephal vom caudalen Ende und misst mit der Öffnung im Durchschnitt cephalo-caudal 84 μ. Die linke Labyrinthanlage steht 36 μ cephal vom caudalen Ende in einer Ausdehnung caudo-cephal von 36 μ in ectodermaler Verbindung, welche einen 24 μ in der Länge messenden, kleinen Kanal umschliesst, der das Innere der Anlage mit der Oberfläche vereint. Dieser Kanal hat eine caudo-dorso-laterale Richtung, vom caudo-dorso-lateralen Winkel ausgehend (Taf. 11, Fig. 22 a, b).

Embryo, 7,5 mm. Taf. 7, Fig. 6.

Die Labyrinthanlage hat ungefähr dasselbe Aussehen wie beim vorhergehenden Embryo. Die ectodermale Verbindung, die vom dorso-caudalen Winkel ausgeht, hat sich in caudolateraler Richtung ausgewachsen und umschliesst einen Kanal, „Ductus endolymphaticus“, der das Innere der Labyrinthanlage mit der Oberfläche vereint. Dieser Kanal ist rechts 36 μ, links 48 μ lang.

Embryo, 10,5 mm. Taf. 7, Fig. 5.

Die Labyrinthanlage hat auch hier pyramidale Form mit der Spitze cephal und steht beim dorso-caudalen Winkel mittels eines in caudo-lateraler Richtung gehenden Stieles, der einen

das Innere der Labyrinthanlage mit der Oberfläche vereinenden Kanal, „Ductus endolymphaticus“, umschliesst, in Verbindung mit dem Ectoderm. Seine Länge beträgt an beiden Seiten 204 μ. Die Labyrinthanlage zeigt im übrigen keine Differenzierung.

Aus den oben beschriebenen Modellen der Labyrinthanlagen bei frühen Stadien von Torpedo ocellata ersieht man, dass die ectodermale Labyrinthöffnung, die im Anfang beim 6 mm Embryo den grössten Teil der lateralen Fläche der Labyrinthanlage einnimmt, bei älteren Stadien allmählich kleiner wird und sich mehr und mehr gegen den caudo-latero-dorsalen Winkel zusammenzieht. Beim 8 mm Embryo sehen wir schon die diese Öffnung umgebenden Ränder einander so nahe liegend, dass sie links einen 24 μ langen Stiel bilden, welcher einen kleinen, das Innere der Labyrinthanlage mit der Oberfläche vereinenden Kanal, die Anlage des „Ductus endolymphaticus“, umschliesst. Beim 7,5 mm Embryo hat sich die ebengenannte Anlage des „Ductus endolymphaticus“ zu einem Gang ausgewachsen, der rechts 36 μ, links 48 μ lang ist, um beim 10,5 mm Embryo eine Länge von 204 μ zu erreichen.

Dieses Ergebnis meiner Untersuchungen stimmt vollkommen mit dem H e l l m a n n s überein, welches er in seiner Arbeit, „Die Entwickelung des Labyrinthes bei Torpedo ocellata“, darlegt. H e l l m a n n ist hier der ganzen Entwickelung des Labyrinthes bis zu dessen vollständiger Ausbildung gefolgt und hat, wie andere Forscher, gefunden, dass der „Ductus endolymphaticus“ auf die von mir hier oben beschriebene Art sich entwickelt, und auch bei dem vollständig ausgebildeten Labyrinth in offener Verbindung mit der Oberfläche steht. Ich selbst habe die Entwickelung des „Ductus endolymphaticus“ nur bis zu dessen vollständiger Abgrenzung von dem übrigen Labyrinth verfolgt.

Aus obigem geht hervor, dass die Entwickelung des „Ductus

endolymphaticus“ bei Torpedo ocellata von der Entwickelung der gleichbenannten Bildung bei Embryos des Menschen und der übrigen von mir untersuchten Wirbeltiere höchst wesentlich abweicht.

Sind wir nun berechtigt den „Ductus endolymphaticus“ bei Torpedo ocellata als homolog mit dem Ductus endolymphaticus bei dem Menschen und den übrigen von mir untersuchten Wirbeltieren zu betrachten?

Der Übersichtlichkeit halber und um leichter diese Frage beantworten zu können will ich hier in kurzer Fassung einen Überblick über die hier oben dargelegten Ergebnisse meiner Untersuchungen geben und sie gleichzeitig in vergleichende Betrachtung ziehen mit der zusammengefassten Darstellung, die R. Krause in O. Hertwigs „Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere“ über die „Entwickelungsgeschichte des Gehörorgans“, mit besonderer Berücksichtigung der Entwickelung des Ductus endolymphaticus, ausgearbeitet hat.

Meine Untersuchungen an Menschenembryos ergeben mit voller Deutlichkeit, dass der Stiel und die Abschnürungsstelle der Labyrinthanlage nichts mit dem Ductus endolymphaticus gemein haben, sondern dass dieser durch eine selbständige Ausstülpung am dorsalen Ende der Labyrinthanlage entsteht.

Bei Kaninchenembryos ist das Ergebnis das gleiche und baut sich auf dem Umstande auf, dass bei den meisten Embryos der Stiel nicht von dem dorsalsten Ende der Labyrinthanlage ausgeht, sondern mehr oder weniger ventral davon. Dazu kommt, dass wir gleichzeitig mit der Stielbildung eine frühzeitige, wenn auch undeutliche Anlage des Ductus endolympha-

ticus vorfinden, welche bei keiner der Labyrinthanlagen in gleicher Richtung wie der Stiel fortsetzt oder läuft, sondern eine rein dorsale Richtung einnimmt. Die gleichen Zustände treten noch deutlicher bei Schweineembryos hervor, wo ich nirgends gefunden habe, dass der Stiel vom dorsalen Ende der Labyrinthanlage ausgeht. Ausserdem habe ich bei zwei Stadien von Schweineembryos vollkommen abgeschnürte, beinahe kugelrunde Labyrinthanlagen vorgefunden, die weder Reste der früheren Verbindung mit dem Ectoderm, noch eine Anlage des Ductus endolymphaticus aufwiesen. Daraus ziehe ich den Schlusssatz, dass wenigstens bei diesen zwei Arten der Wirbeltiere der Ductus endolymphaticus durch eine selbständige Ausstülpung am dorsalen Ende der Labyrinthanlage entsteht.

Bei der Labyrinthanlage von Hühnern, welche noch mittels eines soliden Epithelstranges mit dem Ectoderm vereint ist, hat der Stiel niemals seinen Ausgang vom dorsalen Ende, sondern mehr oder weniger ventral davon. Der Stiel hat meistenteils seinen Platz auf der lateralen Wand des Ductus endolymphaticus oder zuweilen auf der Stelle, wo der Ductus endolymphaticus von der Labyrinthanlage ausgeht. Da nun der Ductus endolymphaticus dorsal über dem Stiele gewachsen ist, dessen Richtung er also nicht folgt, und da auch die mediale Wand der Labyrinthanlage in dessen Bildung einbegriffen ist, scheint mir das dafür zu sprechen, dass der Ductus endolymphaticus bei Hühnern nicht als ein Rest des Stieles, oder als habe er seine Matrix im Stiele, sondern als eine selbständige, vom dorsalen Ende der Labyrinthanlage auswachsende Bildung zu betrachten ist.

Bei Entenembryos liegt der Stiel oder dessen Reste gleichfalls ventral vom dorsalen Ende der Labyrinthanlage, bei einigen Stadien sogar nahe der Mitte der lateralen Fläche. Ausserdem sehen wir bei einem älteren Stadium von 126 Stunden einen gut entwickelten und von der übrigen Labyrinthanlage

abgegrenzten Ductus endolymphaticus gleichzeitig mit dem sich noch vorfindenden Stiele. Es scheint mir daher berechtigt anzunehmen, dass sich der Ductus endolymphaticus bei diesen zwei Vogelarten aus eine selbständige Ausstülpung am dorsalen Ende der Labyrinthanlage entwickelt.

Was die Reptilienarten, Chrysemys marginata und Chelydra serpentina, die ich untersucht habe, betrifft, weicht bei ihnen die Entwickelung des Ductus endolymphaticus teilweise von den vorausgenannten Tierarten ab. Wir sehen nämlich schon bei frühen Stadien am caudalen Rande der Labyrinthanlage beim Übergange zur medialen Fläche eine Ausbuchtung, deren Wand nach dem dorsalen Ende sich fortsetzt, und die die Anlage des Ductus endolymphaticus darstellt. Der Stiel, der anfangs an der lateralen Fläche der Labyrinthanlage ventral von deren dorsalem Ende liegt, nimmt allmählich seinen Platz auf der lateralen Fläche des Ductus endolymphaticus ein, was auf dem schnellen Wachstum desselben beruht. Diese Entwickelung zeigt, dass der Ductus endolymphaticus bei diesen Reptilienarten nicht seinen Ursprung aus dem Stiele hat, sondern eine selbständige Ausstülpung an der caudo-dorso-medialen Wand der Labyrinthanlage darstellt.

Unter den Amphibien habe ich nur frühe Stadien von Froschembryos untersucht. Schon in dem frühesten Stadium, in dem die Labyrinthanlage noch nicht geschlossen ist, sehen wir vom dorsalen Ende in dorsaler Richtung einen Epithelzapfen ausschiessen, den wir bei den folgenden, älteren Stadien wo ein Stiel vorhanden oder die Labyrinthanlage vom Ectoderm abgeschnürt ist, am gleichen Platze vorfinden. Dieser Epithelzapfen ist gerade die Anlage des Ductus endolymphaticus, die also beim Frosch nichts mit dem Stiele zu tun hat, sondern als eine selbständige Ausstülpung am dorsalen Ende der Labyrinthanlage anzusehen ist.

Als Repräsentant für die Knochenganoiden habe ich für

meine Untersuchungen Lepidosteus osseus gewählt, für die Knochenfische Salmo iridis. Bei diesen finden wir, dass die Anlage des Ductus endolymphaticus auftritt, sobald die Labyrinthanlage vom Ectoderm abgeschnürt ist. Hier bemerken wir an der dorso-medialen Wand diese Anlage zuerst als eine Epithelverdickung, die sich in der Mitte unter Zellenproliferation zwischen dem Gehirn und der medialen Wand des Saccus communis in medio-dorsaler Richtung ausstülpt, so dass nach und nach ein kleiner Kanal, Ductus endolymphaticus, entsteht. Unter dem weiteren Wachstum verschmilzt die aus einschichtigem Epithel bestehende, laterale Wand des Kanales mit der ebenfalls aus einschichtigem Epithel bestehenden, medialen Wand des Saccus communis, so dass schliesslich der Ductus endolymphaticus vom Saccus communis durch eine zweischichtige Epithelwand getrennt ist. Ductus endolymphaticus wächst nachher in dorsaler Richtung allmählich weiter, dem Wachstum des dorsalen Teiles des Labyrinthes folgend. Auch hier entwickelt sich also der Ductus endolymphaticus aus einer selbständigen Ausstülpung der dorso-medialen Wand der Labyrinthanlage.

Bei dem Selachier Torpedo ocellata geht die Entwickelung des „Ductus endolymphaticus“ auf ganz andere Weise vor sich als bei den vorhergehenden Tierarten. Die im Anfang weite Öffnung der Labyrinthanlage an der Körperoberfläche verkleinert sich unter der Entwickelung in dorso-caudaler Richtung mehr und mehr, da sich die die Öffnung begrenzenden Ränder einander nähern. Zum Schluss bleibt am dorso-caudalen Winkel eine einen kleinen Kanal umschliessende, stielartige Bildung übrig, die die Labyrinthanlage mit dem Ectoderm verbindet. Diese ectodermale Verbindung mit ihrem Kanale bleibt bestehen, wächst und verlängert sich zu einem röhrenförmigen Gebilde, „Ductus endolymphaticus“, das auch bei dem ausgewachsenen Individuum, wie Hellmann und andere nachgewiesen haben, in Verbindung mit der Körperoberfläche steht.

Dieses Ergebnis meiner Untersuchungen steht in vollständigem Gegensatze zu dem, welches R. Krause gewonnen und in O. Hertwigs vorhergenanntem Handbuch (S. 61) dargelegt hat.

Da schreibt er S. 89: „Bei Selachiern, Vögeln und Säugetieren stellt der Ductus endolymphaticus in gleicher Weise in einer gewissen Phase der Entwickelung den Verbindungsgang zwischen Hörbläschen und Aussenwelt dar.“ Daraus geht hervor, dass Krause den Kanal, der gleich vor der Stielbildung entsteht, und der das Innere der Labyrinthanlage mit der Körperoberfläche verbindet, als Anlage des Ductus endolymphaticus ansieht. Er fährt weiter fort: „Bei den Säugern schnürt er sich sehr frühzeitig, bei den Vögeln etwas später und bei den Selachiern niemals von der Epidermis ab.“ Hier finden wir eine weitere Bekräftigung, dass nach Krause gerade die letzte Verbindung der Labyrinthanlage mit dem Ectoderm die Anlage des Ductus endolymphaticus ist, da ja diese Verbindung dadurch entsteht, dass die Wände des Verbindungskanales sich einander nähern und zu dem Stiele verschmelzen, worauf die vollständige Abschnürung vom Ectoderm stattfindet.

Folgen wir weiter seiner zusammenfassenden Darlegung, finden wir folgendes: „Dieser Gang ist in seiner Anlage bereits vorhanden, bevor sich noch das Hörbläschen geschlossen hat. Er stellt nämlich den dorsalsten, verengten Teil der Hörblase dar und bildet sich bei allen Wirbeltieren in gleicher Weise.“ Stellt man nun diesem Ausspruch Krauses Behauptung gegenüber, dass der Ductus endolymphaticus „in einer gewissen Phase der Entwickelung“ den Verbindungsgang der Labyrinthanlage mit der Körperoberfläche bildet, so kann hier ein Widerspruch vorliegen, denn wäre dieser Gang Ductus endolymphaticus, könnte es nicht gut möglich sein, dass der dorsalste, zugespitzte Teil der Labyrinthanlage dies auch sei.

Das letztere wäre nur möglich, wenn der im Stiel eingeschlossene Kanal, der das Innere der Labyrinthanlage mit der Körperoberfläche verbindet, vom dorsalsten Ende ausgehen würde. Aber bei keinen der von mir untersuchten Tierarten mit Ausnahme von Torpedo ocellata liess sich dies nachweisen.

Krause schreibt weiter: „Vielfach ist behauptet worden, dass der Gang erst sekundär durch Ausstülpung aus der Hörblase entstehe. Das entspricht aber nicht den Tatsachen, denn es ist in Wirklichkeit der Ductus endolymphaticus der ursprünglichste Teil der Hörblase, da ihr dorsaler Rand, . . ., sich zuerst umstülpt und damit die Bildung des Ganges einleitet.“ Krause illustriert dieses mit einer Figur von einem Froschembryo, die ganz meinen Figuren Taf. 10, Figg. 4 u. 6 der Froschembryos von 3 und 4 mm Länge entspricht. Dass Krause gerade seine Figur 85, wo der Stiel an der einen Seite noch vorhanden ist, während gleichzeitig die Anlage des Ductus endolymphaticus in dorsaler Richtung vom dorsalen Teile der Labyrinthanlage ausgeht, als Beweis für die Richtigkeit seiner Behauptung wählt, scheint mir eigentümlich. Im Gegenteil bestärkt es die Richtigkeit der Auffassung einer selbständigen Ausstülpung des Ductus endolymphaticus in dorsaler Richtung vom dorsalen Ende der Labyrinthanlage. Krause bemerkt ausserdem, dass der dorsale Rand der Labyrinthanlage sich umstülpt und die Bildung des Ganges einleitet. Dass er dann nicht nach dieser letzten Äusserung die selbständige Ausstülpung des Ductus endolymphaticus zugibt, wundert mich.

Hinzu fügt Krause: „Ebenso wie bei den Amphibien verläuft im Prinzip die Entwickelung des Ganges bei den anderen Wirbeltieren, so dass unseres Erachtens damit die viel erörterte Homologieenfrage entschieden ist. Es ist der Ductus endolymphaticus der höheren Wirbeltiere völlig homolog jenem Gange, der bei den Selachiern das Labyrinth mit der Körper-

oberfläche verbindet." Wie ich in meinem Aufsatze gezeigt habe, entwickelt sich bei allen von mir untersuchten Wirbeltieren der Ductus endolymphaticus durch eine Ausstülpung an dem dorsalen Ende oder der dorso-medialen Wand der Labyrinthanlage mit Ausnahme von Torpedo ocellata, wo etwas Ähnliches nicht vorkommt, sondern bei welcher sich der ursprüngliche und nach und nach sich verengende Verbindungskanal, der die Labyrinthanlage mit der Körperoberfläche verbindet, niemals schliesst, sondern das ganze Leben hindurch bestehen bleibt.

Krause schreibt weiter: „Eine andere Frage ist die, ob die Spitze des Ductus endolymphaticus auch mit der Verschlussstelle des Hörbläschens zusammenfällt. Es scheint das in der Tat meistens der Fall zu sein, so bei Säugern und Vögeln, dagegen trifft es nicht zu für die Reptilien und Cyclostomen." Nach der Darstellung, die hier oben Krause von der ersten Anlage des Ductus endolymphaticus gibt, erscheint es mir ganz natürlich, dass es so sein muss. „In einer gewissen Phase der Entwickelung" bildete ja der Verbindungsgang zwischen der Labyrinthanlage und der Körperoberfläche den Ductus endolymphaticus, worauf die Abschnürung früher oder später erfolgte. Die Folge davon muss also dies sein, dass die Abschnürungsstelle mit der Spitze des Ductus endolymphaticus zusammenfällt. Dass dies bei den von mir untersuchten Tierarten mit Ausnahme von Torpedo ocellata nicht der Fall ist, geht aus meiner Darstellung hervor.

Während nun also die ectodermale Verbindung bei allen von mir untersuchten Tierarten ganz und gar verschwindet und der Ductus endolymphaticus durch eine selbständige Ausstülpung an dem dorsalen Ende oder der dorso-medialen Wand sich entwickelt, bildet und entwickelt sich der „Ductus endolymphaticus" bei Torpedo ocellata aus dem kleinen Kanale, der von der ectodermalen Verbindung, die durch den unvollständigen Zusammenschluss der Labyrinthanlage entstanden

ist, umschlossen wird. Diese ungleiche Entwickelung des „Ductus endolymphaticus“ bei Torpedo ocellata und den vorhergenannten Tierarten hat zur Folge, dass man bezweifeln muss, dass hier die gleiche Bildung vorliegt. Ich wenigstens tue es. Mit dem Obengesagten als Stütze sehe ich es als höchstwahrscheinlich an, dass der „Ductus endolymphaticus“ bei Torpedo ocellata nicht homolog mit dem Ductus endolymphaticus bei dem Menschen und den übrigen von mir untersuchten Wirbeltieren ist, sondern dass diese Bildung, die bei Torpedo ocellata den Namen „Ductus endolymphaticus“ erhalten hat, nicht mit Recht diesen Namen trägt, und deshalb eine andere Benennung bekommen sollte.

## Zusammenfassung.

1. Beim Menschen entwickelt sich der Ductus endolymphaticus aus einer selbständigen Ausstülpung am dorsalen Ende der Labyrinthanlage, deren ectodermale Verbindung verschwindet und nichts mit dem Ductus endolymphaticus zu tun hat.

2. Der Ductus endolymphaticus beim Kaninchen und Schweine entsteht ebenfalls aus einer selbständigen Ausstülpung am dorsalen Ende der Labyrinthanlage und hat nichts mit der ectodermalen Verbindung zu tun.

3. Bei Hühnern und Enten entwickelt sich der Ductus endolymphaticus als eine selbständige Ausstülpung am dorsalen Ende der Labyrinthanlage. Die ectodermale Verbindung bei Hühnern hat gewöhnlich ihren Platz an der lateralen Wand des Ductus endolymphaticus ventral vom dorsalen Ende, wogegen

sie bei der Ente sich ähnlich verhält wie bei Kaninchen und Schwein. Mit der Entwickelung des Ductus endolymphaticus hat er weder beim Huhn noch bei der Ente etwas zu tun.

4. Der Ductus endolymphaticus bei Chrysemys marginata und Chelydra serpentina entwickelt sich aus einer Ausbuchtung des caudo-dorso-medialen Randes der Labyrinthanlage und wächst davon in dorsaler Richtung aus, wobei die ectodermale Verbindung wegen des schnellen Wachstums des Ductus endolymphaticus allmählich ihren Platz auf dessen lateraler Fläche erhält, aber nichts mit der Entwickelung des Ductus endolymphaticus zu tun hat.

5. Beim Frosch entwickelt sich der Ductus endolymphaticus aus einer selbständigen Ausstülpung am dorsalen Ende der Labyrinthanlage schon zu einem Zeitpunkte, wo dieselbe noch nicht geschlossen ist.

6. Der Ductus endolymphaticus bei Lepidosteus osseus und Salmo iridis entwickelt sich als eine selbständige Ausstülpung an der dorso-medialen Wand der Labyrinthanlage nach deren Abschnürung vom Ectoderm und wächst nachher in dorsaler Richtung Seite an Seite mit dem übrigen Labyrinthe.

7. Der „Ductus endolymphaticus" beim Selachier Torpedo ocellata entsteht aus der, einen Kanal umschliessenden, ectodermalen Verbindung, die nach dem unvollständigen Zusammenschlusse der Labyrinthanlage entstanden ist, und deren in die Länge gehendes Wachstum.

8. Der „Ductus endolymphaticus" bei Torpedo ocellata ist höchstwahrscheinlich nicht homolog mit dem Ductus endolymphaticus bei dem Menschen und den übrigen von mir untersuchten Wirbeltieren.

9. Der Name „Ductus endolymphaticus" bei Torpedo ocellata sollte darum durch einen geeigneteren Namen ersetzt werden.

# Literaturverzeichnis.


1. Alexander, G., Zur Entwickelung des Ductus endolymphaticus (Recessus vestibuli). Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 52.
2. — Über Entwickelung und Bau der Pars inferior labyrinthi der höheren Säugetiere. Ein Beitrag zur Morphologie des Ohrlabyrinths. Denkschr. d. math.-phys. Klasse d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. Bd. 70. Wien 1900.
3. Ayers, H., Vertebrate Cephalogenesis. II. A contribution of the morphology of the vertebrate ear, with a reconsideration of its functions. Journal of Morphology. Vol. 6. 1892.
4. Balfour, Fr., Handbuch der vergleichenden Embryologie. Aus dem Englischen übersetzt von Dr. B. Vetter. Bd. II. 1881.
5. Bock, A. und Brass, A., Handatlas der Anatomie des Menschen. 1890.
6. Böttcher, A., Über Entwickelung und Bau des Gehörlabyrinthes nach Untersuchungen an Säugetieren. Verhandl. d. Kaiserl. Leop. Carol. deutsch. Akad. der Naturforscher. Bd. 35.
7. — Über den Aquaeductus vestibuli bei Katzen und Menschen. Arch. f. Anat. und Phys. 1869.
8. Broman, J., Normale und abnorme Entwickelung des Menschen. 1911.
9. Bryce, T. H., Quain's Elements of Anatomy. Vol. I. Embryology. 1908.
10. Clason, E., Om aquaeductus vestibuli membranaceus. Upsala Läkareföres Förhandl. Bd. 6. 1870—71.
11. Corning, H. K., Über einige Entwickelungsvorgänge am Kopfe der Anuren. Morphol. Jahrb. Bd. 27. 1899.
12. Denis, P., Recherches sur le developpement de l'oreille interne chez les mammifères (Vespertilio murinus). Archiv. de Biologie. T. 18. 1902.
13. Fleissig, J., Die Entwickelung des Geckolabyrinthes. (Ein Beitrag zur Entwickelung des Reptilienlabyrinthes.) Anat. Hefte. Bd. 37. 1908.
14. Goerke, M., Über die Diagnose des Empyems des Saccus endolymphaticus. Passow-Schäfer Beiträge. Bd. II.
15. Hasse, C., Die Lymphbahnen des inneren Ohres der Wirbeltiere. Anat. Stud. Bd. I. 1873.
16. — Die vergleichende Morphologie und Histologie des häutigen Gehörorganes der Wirbeltiere. Leipzig 1873.

17. Hellmann, Die Entwickelung des Labyrinthes bei Torpedo ocellata. Verhandl. der deutsch. otol. Gesellsch. 1898.
18. Hensen, V., Dr. A. Böttcher, Über Entwickelung und Bau des Gehörlabyrinthes nach Untersuchungen an Säugetieren. Referiert und nach eigenen Untersuchungen beurteilt. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 6.
19. Hertwig, O., Entwickelungsgeschichte des menschlichen Ohres. Handb. der Ohrenheilk. von Schwartze. Kap. IV. 1892.
20. — Die Elemente der Entwickelungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. 1900.
21. — Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere. 1901—1906.
22. — Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 1910.
23. Keibel, F., Über die Entwickelung des Labyrinthanhanges. Anat. Anz. Bd. 16. 1899.
24. — und Elze, C., Normaltafeln zur Entwickelungsgeschichte des Menschen. 1911.
25. — und Mall, Fr., Handbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Bd. II. 1911.
26. Key, A. und Retzius, G., Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Stockholm 1875. S. 211—216.
27. Kölliker, A., Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.
28. Kollman, J., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.
29. — Handatlas der Entwickelungsgeschichte des Menschen. II. Teil. 1907.
30. Kopsch, Raubers Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 1912.
31. Krause, R., Die Entwickelung des Aquaeductus vestibuli s. Ductus endolymphaticus. Anat. Anz. Bd. 19. 1901.
32. — Entwickelungsgeschichte des Gehörorgans. Handb. d. vergleich. u. experiment. Entwickelungslehre d. Wirbeltiere von Dr. O. Hertwig. Bd. 2. T. 2. Kap. 6. Jena 1906.
33. Kupffer, Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. Heft 4. 1900.
34. Minot, Ch., Human Embryologie. 1892.
35. Netto, F., Die Entwickelung des Gehörorgans beim Axolotl. Ein Beitrag zur Embryologie des Amphibienohrs. Dissert. Berlin 1898.
36. Noorden, v. C., Die Entwickelung des Labyrinthes bei den Knochenfischen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1883.
37. Norris, H. W., Studies on the development of the ear of Amblyostoma. Journal of Morphol. Vol. 7. 1892.
38. — The Ductus endolymphaticus of the Axolotl. Anat. Anz. Bd. 19. 1901.
39. Okajima, K., Die Entwickelung des Gehörorgans von Hynobius. Anat. Hefte. Bd. 45. 1912.
40. Peter, K., Der Schluss des Ohrgrübchens der Eidechse. Arch. f. Ohrenh. Bd. 51.

41. Poirier, P., Traité d'Anatomie medico-chirurgicale. 1892.
42. Poli, C., Zur Entwickelung der Gehörblase bei den Wirbeltieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48. 1897.
43. Rabinowitsch, A., Über die Entwickelung des häutigen Labyrinthes von Emys europae. Inaug.-Dissert. Berlin 1903.
44. Rathke, H., Über die Entwickelung der Natter. 1839.
45. — Über die Entwickelung der Schildkröten. 1848.
46. Retzius, G., Das Gehörorgan der Knochenfische. Anat. Untersuch. Stockholm 1872.
47. — Das Gehörorgan der Fische und der Amphibien. Das Gehörorg. der Wirbeltiere. Stockholm 1881.
48. — Das Gehörorgan der Reptilien, der Vögel und der Säugetiere. Das Gehörorg. der Wirbeltiere Stockholm 1884.
49. Röthig und Brugsch, Die Entwickelung des Labyrinthes beim Huhn. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 59. 1902.
50. Rüdinger, N., Zur Anatomie und Entwickelung des inneren Ohres. Monatsschr. f. Ohrenh. Jahrg. 22. 1888
51. Sterzi, G., Il Sacco endolimfatico. Ricerche anatomiche ed embriologiche. Morphol. Jahrb. Bd. 39.
52. Streeter, G. L., On the Development of the membranous Labyrinth and the Acustic and Facial Nerves in the human Embryo. Americ. Journ. of Anat. Vol. VI. 1907.
53. Tschernoff, N. D., Über den Bau des Gehörorgans von Exocoetus. Anat. Anz Bd. 34.
54. Villy, Fr., The Development of the ear and accessory organ in the common Frog. Quarterly Journ. of microsc. Society. Vol. 30. 1889/90.
55. Wenig, J., Die Entwickelung des Ductus endolymphaticus bei den Knochenfischen. Anat. Anz. Bd. 38. 1911.
56. Wiedersheim, R., Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus mit besonderer Berücksichtigung des Aquaeductus vestibuli des Ascaloboten im allgemeinen. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.
57. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1906.

Fig. 1.

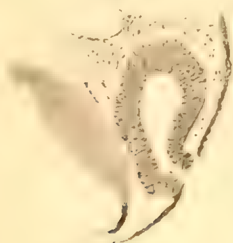



Fig. 2.

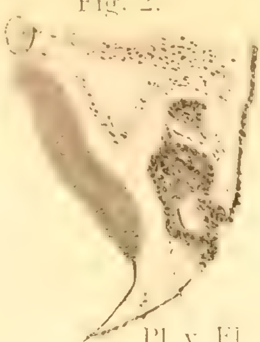



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.

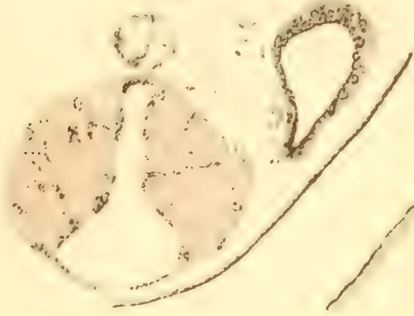


Fig. 8.



Fig. 7.



Fig. 9.

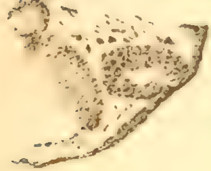


Fig. 10.



Fig. 12b.



Fig. 11.

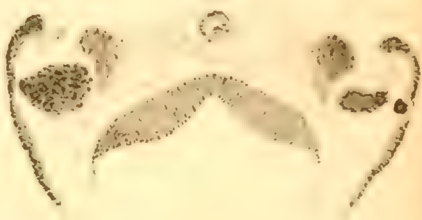


Fig. 13.



Fig. 12a.



Fig. 14a.



Fig. 14b.



Fig. 15b.



Fig. 15a.



Fig. 16a.

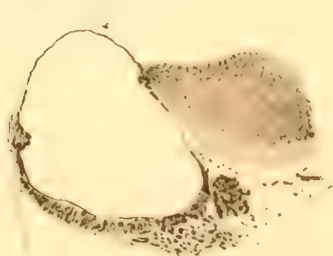


Fig. 16b.



Fig. 18b.



Fig. 18a.



Fig. 17.

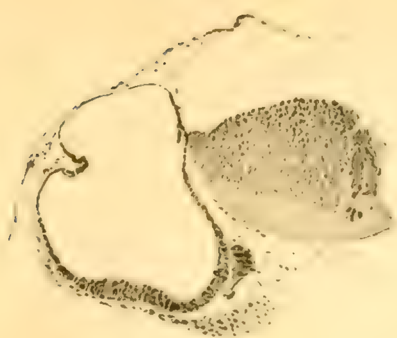


Fig. 19.

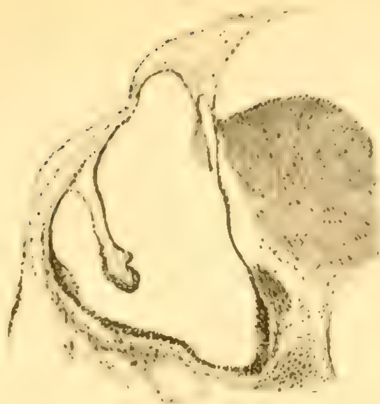


Fig. 20 a.



Fig. 20 b.



Fig. 21.



Fig. 22 a.

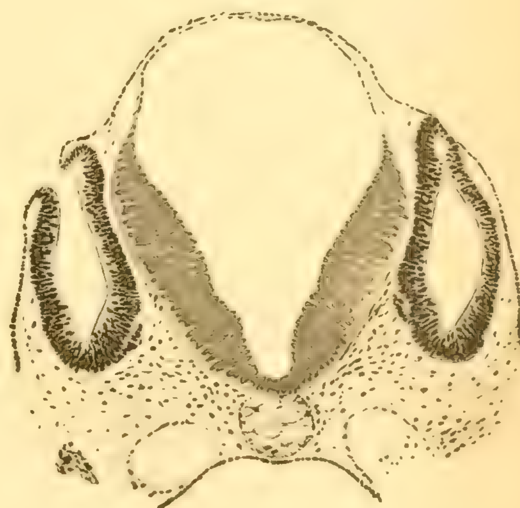


Fig. 22 b.



Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.

# Erklärung der Figuren.

Die Originalphotographien der Modelle sind von dem Präparator des Anatomischen Institutes der Universität Upsala, A. Halvardson, aufgenommen. Die Originalzeichnungen der Schnitte sind in besonders verdienstvoller Weise von Fräulein G. Jungberg ausgeführt.

D. e. = Ductus endolymphaticus.
E. V. = Ektodermale Verbindung.
E. V. r. = Ektodermaler Verbindungsrest.
Pl. v. Fl. = Plica verticalis Fleissig.

## Taf. 1, Fig. 1—8. Mensch.

Fig. 1. Embryo von der Länge 3,4 mm; beide Labyrinthanlagen.
„ 2. „ „ „ „ 4 „ ; „ „
„ 3. „ „ „ „ 5,3 „ ; rechte Labyrinthanlage.
„ 4. „ „ „ „ 4,5 „ ; linke „
„ 5. „ „ „ „ 5 „ ; rechte „
„ 6. „ „ unbekannter Länge; rechte „
„ 7. „ „ der Länge 8 mm; „ „
„ 8. „ „ „ „ 8 „ ; „ „

## Taf. 1, Fig. 9—14, Taf. 2, Fig. 15—16. Kaninchen.

Fig. 9. Embryo S von unbekannter Länge; linke Labyrinthanlage.
„ 10. „ I von der Länge 3 mm; beide „ anlagen.
„ 11. „ II „ „ „ 3 „ ; „ „ „
„ 12. „ D „ „ „ 4,5 „ ; „ „ „
„ 13. „ „ „ „ 6 „ ; „ „ „
„ 14. „ „ „ „ 6 „ ; rechte „ anlage.
„ 15. „ „ „ „ 5 „ ; beide „ anlagen.
„ 16. „ „ „ „ 6 „ ; rechte „ anlage.

## Taf. 2, Fig. 17—24, Taf. 3, Fig. 1. Schwein.

Fig. 17. Embryo von der Länge 5,8 mm; rechte Labyrinthanlage.
,, 18. ,, ,, ,, ,, 3,5 ,, ; beide ,, anlagen
,, 19. ,, ,, ,, ,, 5,1 ,, ; ,, ,, ,,
,, 20. ,, ,, ,, ,, 5,7 ,, ; ,, ,, ,,
,, 21. ,, ,, ,, ,, 7 ,, ; ,, ,, ,,
,, 22. ,, ,, ,, ,, 6,6 ,, ; ,, ,, ,,
,, 23. ,, ,, ,, ,, 6,8 ,, ; ,, ,, ,,
,, 24. ,, ,, ,, ,, 9,6 ,, ; rechte Labyrinthanlage.
,, 1. ,, ,, ,, ,, 5,5 ,, ; beide ,, anlagen.

## Taf. 3, Fig. 2—8. Huhn.

Fig. 2. Embryo im Alter von 57 Stunden; rechte Labyrinthanlage.

Fig. 3. Embryo (quergeschn.) im Alter von 72 Stunden; beide Labyrinthanlagen.

Fig. 4. Embryo (frontalgeschn.) im Alter von 72 Stunden; beide Labyrinthanlagen.

Fig. 5. Embryo im Alter von 76 Stunden; beide Labyrinthanlagen.
,, 6. ,, ,, ,, ,, 79 ,, ; ,, ,, ,,
,, 7. ,, ,, ,, ,, 81 ,, ; rechte ,, anlage.
,, 8. ,, ,, ,, ,, 96 ,, ; ,, ,, ,,

## Taf. 3, Fig. 9, Taf. 4, Fig. 10—17. Ente.

Fig. 9. Embryo im Alter von 60 Stunden; rechte Labyrinthanlage.
,, 10. ,, ,, ,, ,, 89 ,, ; beide ,, anlagen.
,, 11. ,, ,, ,, ,, 94 ,, ; ,, ,, ,,
,, 12. ,, ,, ,, ,, 98 ,, ; ,, ,, ,,
,, 13. ,, von der Länge 8,2 mm; ,, ,, ,,
,, 14. ,, im Alter von 102 Stunden; rechte Labyrinthanlage.
,, 15. ,, ,, ,, ,, 108 ,, ; beide ,, anlagen.
,, 16. ,, ,, ,, ,, 114 ,, ; rechte ,, anlage.
,, 17. ,, ,, ,, ,, 126 ,, ; ,, ,, ,,

## Taf. 4, Fig. 18—22, Taf. 5, Fig. 1—3. Chrysemys marginata.

Fig. 18. Embryo von der Länge 4 mm; rechte Labyrinthanlage.
,, 19. ,, ,, ,, ,, 4,8 ,, ; beide ,, anlagen.
,, 20. ,, ,, ,, ,, 4,9 ,, ; ,, ,, ,,
,, 21. ,, ,, ,, ,, 5,8 ,, ; ,, ,, ,,
,, 22. ,, ,, ,, ,, 5,6 ,, ; ,, ,, ,,
,, 1. ,, ,, ,, ,, 7,5 ,, ; ,, ,, ,,
,, 2 a. ,, ,, ,, ,, 5 ,, ; rechte ,, anlage.
,, 2 b. ,, ,, ,, ,, 5 ,, ; linke ,, ,,
,, 3. ,, ,, ,, ,, 6 ,, ; rechte ,, ,,

## Taf. 5, Fig. 4—9. Chelydra serpentina.

| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Fig. | 4. | Embryo | von | der | Länge | 5,2 | mm; | rechte | Labyrinthanlage. |
| „ | 5. | „ | „ | „ | „ | 5 | „ ; | „ | „ |
| „ | 6. | „ | „ | „ | „ | 6 | „ ; | „ | „ |
| „ | 7. | „ | „ | „ | „ | 7,1 | „ ; | „ | „ |
| „ | 8. | „ | „ | „ | „ | 5 | „ ; | „ | „ |
| „ | 9. | „ | „ | „ | „ | 5,5 | „ ; | „ | „ |

## Taf. 5, Fig. 10—14. Frosch.

| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Fig. | 10. | Embryo | von | der | Länge | 3 | mm; | rechte | Labyrinthanlage. |
| „ | 11. | „ | „ | „ | „ | 3,5 | „ ; | „ | „ |
| „ | 12. | „ | „ | „ | „ | 4 | „ ; | „ | „ |
| „ | 13. | „ | „ | „ | „ | 7 | „ ; | „ | „ |
| „ | 14. | „ | „ | „ | „ | 8 | „ ; | „ | „ |

## Taf. 5, Fig. 15—19, Taf. 6, Fig. 20—23. Lepidosteus osseus.

| | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Fig. | 15. | Embryo | von | der | Länge | 5 | mm; | rechte | Labyrinthanlage. | |
| „ | 16. | „ | „ | „ | „ | 4,2 | „ ; | beide | „ | anlagen. |
| „ | 17. | „ | „ | „ | „ | 8 | „ ; | rechte | „ | anlage. |
| „ | 18. | „ | „ | „ | „ | 8,5 | „ ; | „ | „ | „ |
| „ | 19. | „ | „ | „ | „ | 9,1 | „ ; | „ | „ | „ |
| „ | 20. | „ | „ | „ | „ | 11 | „ ; | „ | „ | „ |
| „ | 21. | „ | „ | „ | „ | 14 | „ ; | „ | „ | „ |
| „ | 22. | „ | „ | „ | „ | 18,7 | „ ; | „ | „ | „ |
| „ | 23. | „ | „ | „ | „ | 20,5 | „ ; | „ | „ | |

## Taf. 6, Fig. 24—28. Salmo iridis.

| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Fig. | 24. | Embryo | im | Alter | von | 27 | Tagen; | rechte | Labyrinthanlage. |
| „ | 25. | „ | „ | „ | „ | 28 | „ ; | „ | „ |
| „ | 26. | „ | „ | „ | „ | 30 | „ ; | „ | „ |
| „ | 27. | „ | „ | „ | „ | 32 | „ ; | „ | „ |
| „ | 28. | „ | „ | „ | „ | 37 | „ ; | „ | „ |
| „ | 29. | „ | „ | „ | „ | 42 | „ ; | „ | „ |

## Taf. 7, Fig. 1—6. Torpedo ocellata.

| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Fig. | 1. | Embryo | von | der | Länge | 6 | mm; | rechte | Labyrinthanlage. |
| „ | 2. | „ | „ | „ | „ | 7 | „ ; | „ | „ |
| „ | 3. | „ | „ | „ | „ | 8 | „ ; | „ | „ |
| „ | 4. | „ | „ | „ | „ | 8 | „ ; | linke | „ |
| „ | 5. | „ | „ | „ | „ | 10,5 | „ ; | rechte | „ |
| „ | 6. | „ | „ | „ | „ | 7,5 | „ ; | linke | „ |

## Schnittzeichnungen.

### Taf. 8, Fig. 1. Mensch.

Fig. 1. Embryo von der Länge 3,4 mm; beide Labyrinthanlagen.

### Taf. 8, Fig. 2—5. Kaninchen.

Fig. 2a, b. Embryo I von der Länge 3 mm; beide Labyrinthanlagen.
„ 3. „ II „ „ „ 3 „ ; rechte „ anlage.
„ 4. „ D „ „ „ 4,5 „ ; linke „ „
„ 5. „ „ „ „ 6 „ ; „ „ „

### Taf. 8, Fig. 6—12. Schwein.

Fig. 6. Embryo von der Länge 5,8 mm; beide Labyrinthanlagen.
„ 7. „ „ „ „ 3,5 „ ; rechte „ anlage.
„ 8. „ „ „ „ 3,5 „ ; „ „ „
„ 9. „ „ „ „ 5,1 „ ; linke „ „
„ 10. „ „ „ „ 5,1 „ ; rechte „ „
„ 11. „ „ „ „ 5,7 „ ; „ „ „
„ 12. „ „ „ „ 7 „ ; „ „ „

### Taf. 8, Fig. 13—14, 16—17, Taf. 9, Fig. 15. Huhn.

Fig. 13. Embryo (quergeschn.) im Alter von 72 Stunden; rechte Labyrinthanlage.

Fig. 14. Embryo (frontalgeschn.) im Alter von 72 Stunden; rechte Labyrinthanlage.

Fig. 15. Embryo im Alter von 76 Stunden; linke Labyrinthanlage.
„ 16. „ „ „ „ 79 „ ; rechte „
„ 17. „ „ „ „ 79 „ ; linke „

### Taf. 9, Fig. 18—24. Ente.

Fig. 18a, b. Embryo im Alter von 89 Stunden; rechte Labyrinthanlage.
„ 19. „ „ „ „ 98 „ ; „ „
„ 20. „ von der Länge 8,2 mm; „ „
„ 21. „ im Alter von 102 Stunden; linke „
„ 22. „ „ „ „ 108 „ ; „ „
„ 23. „ „ „ „ 108 „ ; rechte „
„ 24. „ „ „ „ 126 „ ; „ „

### Taf. 9, Fig. 25—31. Chrysemys marginata.

Fig. 25a, b. Embryo von der Länge 4,8 mm; beide Labyrinthanlagen.
„ 26. „ „ „ „ 4,9 „ ; rechte „ anlage.

Fig. 27. Embryo von der Länge 4,9 mm; rechte Labyrinthanlage.
„ 28. „ „ „ „ 5,8 „ ; beide „ anlagen.
„ 29. „ „ „ „ 5,6 „ ; rechte „ anlage.
„ 30. „ „ „ „ 7,5 „ ; „ „ „
„ 31. „ „ „ „ 5 „ ; linke „ „

## Taf. 9, Fig. 32, Taf. 10, Fig. 1—3. Chelydra serpentina.

Fig. 32 a, b. Embryo von der Länge 5 mm; rechte Labyrinthanlage.
„ 1. „ „ „ „ 6 „ ; „ „
„ 2. „ „ „ „ 7,1 „ ; „ „
„ 3. „ „ „ „ 5 „ ; „ „

## Taf. 10, Fig. 4—8. Frosch.

Fig. 4. Embryo von der Länge 3 mm; linke Labyrinthanlage.
„ 5. „ „ „ „ 3,5 „ ; rechte „
„ 6. „ „ „ „ 4 „ ; „ „
„ 7. „ „ „ „ 7 „ ; linke „
„ 8. „ „ „ „ 8 „ ; rechte „

## Taf. 10, Fig. 9—15. Lepidosteus osseus.

Fig. 9. Embryo von der Länge 3,5 mm; rechte Labyrinthanlage.
„ 10. „ „ „ „ 5 „ ; „ „
„ 11. „ „ „ „ 4,2 „ ; beide Labyrinthanlagen.
„ 12 a, b. „ „ „ „ 8,5 „ ; rechte „ anlage.
„ 13. „ „ „ „ 9,1 „ ; „ „ „
„ 14 a, b. „ „ „ „ 11 „ ; „ „ „
„ 15 a, b. „ „ „ „ 20,5 „ ; „ „ „

## Taf. 10, Fig. 16, 18. Taf. 11, Fig. 17, 19—20. Salmo iridis.

Fig. 16 a, b. Embryo im Alter von 28 Tagen; rechte Labyrinthanlage.
„ 17. „ „ „ „ 30 „ ; „ „
„ 18 a, b. „ „ „ „ 32 „ ; „ „
„ 19. „ „ „ „ 37 „ ; „ „
„ 20 a, b. „ „ „ „ 42 „ ; „ „

## Taf 11, Fig. 21—22. Torpedo ocellata.

Fig. 21. Embryo von der Länge 7 mm; rechte Labyrinthanlage.
„ 22 a, b. „ „ „ „ 8 „ ; „ „

# Berichtigungen.

Der Verf. bittet, folgende Änderungen vor dem Lesen der Abhandlung zu beachten.

S. 16 Zeile 10 v. u. l. „Embryo" statt „Embryos".
S. 18 „ 10 v. u. l. „wie das" statt „wie der".
S. 28 erste Zeile l. „Taf. 4, Fig. 6" statt „Taf. 3, Fig. 3".
S. 29 „ „ l. „Fig. 3" statt „Fig. 6".
S. 31 letzte „ l. „Taf. 4, Fig. 6" statt „Taf. 3, Fig. 3".
S. 34 Zeile 17 v. u. l. „Taf. 3" statt „Taf. 4".
S. 43 „ 8 v. o. l. „Taf. 4, Figg. 20, 22 u. Taf. 5, Fig. 1" statt „Taf. 5, Figg. 3, 5 und 6".
S. 43 „ 10 v. o. l. „Figg. 5—8" statt „Figg. 10–13".
S. 44 „ 2 v. o. l. „Fig. 1" statt „Fig. 6".
S. 44 „ 3 v. o. l. „Fig. 8" statt „Fig. 13".
S. 47 „ 3 v. u. l. „Peter" statt „Peters".

*Obs.* In „Erklärung der Figuren" sind Tafel- und Figur-Bezeichnungen für 72- und 79-Stund. Hühner- und 102 Stund. Enten-Embryos nach obigen zu ändern.

Aus dem anatomischen Institut der Universität Greifswald.
(Direktor: Prof. Dr. E. Kallius.)

# DIE DISPERSITÄT DER FARBSTOFFE, IHRE BEZIEHUNGEN ZU AUSSCHEIDUNG UND SPEICHERUNG IN DER NIERE.

## EIN BEITRAG ZUR HISTOPHYSIOLOGIE DER NIERE

VON

PRIVATDOZENT Dr. WILHELM von MÖLLENDORFF.

*Mit 11 Abbildungen im Text und 45 Figuren auf Tafel 12—15.*

Meiner Frau und Mitarbeiterin

Milie von Möllendorff, geb. Pfaff

gewidmet.

# Inhaltsverzeichnis.



# Vorwort.

Nachstehende Arbeit wurde kurz vor Ausbruch des Krieges aus einer grösseren Reihe von Untersuchungen zusammengestellt. Es war ursprünglich beabsichtigt, ihr bald darauf eine zweite Veröffentlichung folgen zu lassen, in der unter Verwertung einiger neuer Versuchsreihen, die begonnen, aber noch nicht zum Abschluss gebracht waren, eine kritische Verwertung der Resultate auch dieser Arbeit für die Lehre von der Harnbereitung vorgesehen war. Da jede Möglichkeit experimentellen Arbeitens bis in ungewisse Zeiten geschwunden ist, habe ich mich veranlasst gesehen, in einigen Anhängen an verschiedene Kapitel in hypothetischer Form die Anschauungen niederzulegen, die ich mir bei meinen Arbeiten und nach dem Studium der Literatur gebildet habe; leider war es mir nicht möglich, meine Darlegungen in diesen Kapiteln mit den Anschauungen früherer Autoren in Beziehung zu setzen, wie es im Interesse des Gegenstandes wohl gelegen hätte. Man möge darum die im Text als Ansichten hypothetischer Art gekennzeichneten Worte auch als solche auffassen; wenn meine Darlegungen zu weiteren Forschungen auf diesem interessanten Gebiete anregen sollten, so wäre ihr Zweck völlig erreicht.

An dieser Stelle spreche ich der Kgl. Preussischen Akademie der Wissenschaften meinen ergebensten Dank aus für die Gewährung einer Beihilfe zu meinen Untersuchungen. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Kallius für die stets bereitwillige Überlassung der Institutsmittel zu danken. Er, sowie die Herren Proff. Peter und Kochmann standen mir bei meinen Untersuchungen stets hilfsbereit zur Seite, wofür an dieser Stelle besonders gedankt sei. Schliesslich möchte ich noch dankbar der grossen Sorgfalt gedenken, mit der meine Schwester, Frl. H. von Möllendorff, und meine Frau die ausserordentlich mühsamen Abbildungen anfertigten.











## I. Einleitung und Problemstellung.

Rudolf Heidenhain kommt im Jahre 1883 in seiner Besprechung der Harnabsonderung in Hermanns Handbuch zu folgenden Annahmen (S. 361):

„1. Wie in allen übrigen Drüsen, so beruht auch in der Niere die Absonderung auf einer aktiven Tätigkeit besonderer Sekretionszellen.

2. Als solche fungieren erstens die in einfacher Lage die Gefässschlingen des Malpighischen Knäuels überdeckenden Zellen, welche die Aufgabe haben, Wasser und diejenigen Salze des Harns abzusondern, welche überall im Organismus die Begleiter des Wassers sind, wie Kochsalz usw.

3. Ein anderes System von Sekretionszellen, die gewundenen Schläuche und die breiten Schleifenteile bekleidend, dient der Absonderung der spezifischen Harnbestandteile; unter Umständen wird gleichzeitig mit diesen ebenfalls eine gewisse Wassermenge sezerniert.

4. Der Grad der Tätigkeit der beiderlei Sekretionszellen wird bestimmt: a) durch den Gehalt des Blutes an Wasser resp. an festen Harnbestandteilen; b) durch die Blutgeschwindigkeit in den Nierenkapillaren, sofern von der letzteren die Versorgung der betreffenden Zellen teils mit dem für sie bestimmten Absonderungsmaterial, teils mit Sauerstoff abhängt.

5. Die grosse Veränderlichkeit in der Zusammensetzung des Harnes erklärt sich aus den Schwankungen in der Absonderungstätigkeit der beiderlei Zellen, deren relatives Verhältnis in breiten Grenzen wechselt."

Mit diesen Annahmen stellte sich Heidenhain fast völlig auf den Boden der von Bowman zuerst aufgestellten Theorie der Harnbereitung und bekämpft die von Ludwig aufgestellte mechanische Theorie der Filtration und Rückresorption. Nach Ludwig, der zur Begründung seiner Auffassung eine grosse Anzahl sinnreicher Experimente ausführte, sollen sämtliche Harnbestandteile den Glomerulus durchsetzen; es soll hier, verursacht durch den Blutdruck, ein Filtrat des Blutserums abgepresst werden, das natürlich in bezug auf einen grossen Teil der Harnbestandteile sehr viel verdünnter ist als der definitive Harn. Wenn nun aber dieser verdünnte Harn in langsamem Strome in den Harnkanälchen der Niere abwärts fliesst, so steht er durch die Wandung der Harnkanälchen hindurch in ständigem Diffusionsaustausch mit dem die Harnkanälchen umspülenden Blute. Durch diese Vorgänge erreicht der Harn allmählich seine endgültige Konzentration.

Zweifellos lässt sich diese einfache mechanische Auffassung Ludwigs in dieser Form nicht mehr aufrecht erhalten; es ist hier nicht meine Aufgabe, ausführlich das Für und Wider zu erörtern, das in zahlreichen physiologischen und pharmakologischen Experimenten mit mehr oder weniger grosser Bestimmtheit für die eine oder die andere Auffassung geltend gemacht wurde; man findet das Wesentliche, mehr in Heidenhains Sinne dargestellt, bei Metzner, während Meyer und Gottlieb in ihrem Lehrbuch der Ludwigschen Theorie mehr zuneigen. Vom Standpunkt des Morphologen wäre die Ablehnung der rein mechanischen Erklärung sehr leicht verständlich; wie soll man sich den so ausserordentlich kom-

plizierten Bau der Niere erklären, wenn der grösste Teil des Organes eine im wesentlichen gleiche Aufgabe hat? Sollen die grossen, in den letzten Jahrzehnten entdeckten Strukturverschiedenheiten in den Zellen der einzelnen Kanalabschnitte nicht der Ausdruck einer verschiedenartigen Funktion sein? So kam es denn auch, dass, wenn auch nicht bindende, so doch viele Wahrscheinlichkeitsgründe gerade von seiten der morphologischen Forschung die Absonderung des Harnes zu einem mit physikalischen oder physikalisch-chemischen Methoden nicht fassbaren Sekretionsvorgang stempelten.

Abgesehen von der rein deskriptiven Erforschung des Baues der Nierenzellen, waren es wesentlich zwei Richtungen, in denen mit Hilfe des Mikroskopes an das Problem der Harnabsonderung herangetreten wurde. Einmal handelte es sich darum, den Bau der Nierenzellen in verschiedenen, physiologisch definierbaren Funktionsstadien der Niere zu studieren. Hierbei ergaben sich ausserordentliche Schwierigkeiten besonders aus zwei Gründen: 1. hat man erkannt, dass die Nierenzellen, besonders die für die Hauptfragen wichtigsten Zellen der gewundenen Kanälchen, ausserordentlich schwer fixierbar sind; relativ komplizierte, aber unumgänglich notwendige Methoden erschweren die Erfüllung der für alle derartige Untersuchungen durchaus notwendigen Voraussetzung, dass durch die Technik miteinander vergleichbare Resultate erreicht werden. Es ist deshalb in dieser Forschungsrichtung keine Einigkeit erzielt worden. Suzuki, dessen Ansicht ich vollkommen teile, hat mit Hilfe der Altmannschen Methode keine spezifische Veränderung an den wichtigen Strukturen der Nierenzellen wahrnehmen können, die als Ausdruck einer bestimmten Funktionsphase angesehen werden könnte. Andere Forscher, wie kürzlich noch Kolster, wollen speziell an den „Stäbchen" die eingreifendsten Veränderungen während einer „Sekretion" beobachtet haben.

Während also hierbei noch keine befriedigenden Resultate vorliegen, so schien es lange Zeit, dass die Beobachtung der Ausscheidung mikroskopisch erkennbarer Substanzen eine bestimmte Antwort auf eine Reihe von Fragen, die das Ausscheidungsproblem stellte, geben könnte. Die Anwendung von Farbstoffen zum Studium der Nieren reicht bekanntlich auf Chrzonszczewsky zurück. Er teilt nach der Erörterung von an Injektionspräparaten erhaltenen Vorstellungen von dem Bau der Harnkanäle und der Blutgefässe die Resultate seiner vitalen Injektionen von Karmin mit. Kaninchen bekommen intravenös 5—15 ccm, mittelgrosse Hunde 25 ccm. Der Ureter wird unterbunden, nach 1 Stunde sind die Harnkanälchen mit Karmin gefüllt; nun werden die Gefässe durchgespült und mit essigsaurem Alc. abs. zur Fixation nachgespült. Die Färbung in der Rinde ist zarter als im Mark und ist hervorgerufen durch sehr feine helle Körnchen, die in den Zellen selbst liegen, während in den Markkanälchen niemals Farbstoff in den Zellen selbst gefunden wird. Chrzonszczewsky glaubt diesen Unterschied mit der Annahme einer sauren Reaktion in den geraden Kanälen erklären zu sollen, wodurch Karmin zum Ausfallen gebracht wird, während eine alkalische Reaktion in den gewundenen Kanälchen einem gelösten Zustand des Farbstoffes günstig sei. Derselbe Forscher wendet 1866 Farbstoffinjektionen in das lebende Tier zum Studium der Gallenausscheidnug an; er verwendet dabei auch indigschwefelsaures Natron und macht die wichtige Beobachtung, dass bei Eingabe kleinerer Mengen in die Blutbahn sich Farbstoff nur in den Markanteilen der Niere findet. 1868 macht Quincke wichtige Beobachtungen über die Ausscheidung der organischen Eisensalze: werden solche ins Blut, in den Darm oder unter die Haut eingegeben, so erscheinen sie sehr schnell im Harn. „Während der Ausscheidung ist das Eisen in den Harnkanälchen und deren Epithelien nachweisbar.“ 1869 geben Hoff-

mann und Langerhans und Ponfick unabhängig voneinander an, dass Zinnoberkörnchen, die dem lebenden Tiere eingebracht wurden, niemals im Harn und ebensowenig in den Nierenepithelien nachweisbar sind. Das gleiche gilt von Silberkörnchen bei Argyrie (Liouville 1868, Huet 1873). So interessant alle diese Beobachtungen, besonders in Hinsicht auf spätere Forschungen, sind, so wurden doch die ersten grundlegenden Experimente mit Farbstoffen von Heidenhain unternommen (1874—1875).

Durchschnittlich injiziert Heidenhain Kaninchen 25 bis 50 ccm, Hunden 50—75 ccm einer kaltgesättigten Lösung von reinem indigschwefelsaurem Natron und untersucht frisch oder nach Fixation in Chlorkalium und nach Härtung in Alc. abs. „Die Niere ist spezifisches Ausscheidungsorgan für indigschwefelsaures Natron.“ (S. 34.) „An der Ausscheidung des indigschwefelsauren Natrons sind die Malpighischen Kapseln unbeteiligt.“ (S. 36.) Gebläute Kapseln kommen bei mangelhafter Fixation, die der Diffusion nicht genügend vorbeugt, vor; auch kann aus dem Hauptstück blaues Sekret zurücktreten und die Kapselepithelien bläuen. „Die Ausscheidung des indigschwefelsauren Natrons erfolgt durch die gewundenen Kanälchen.“ (S. 38.) Werden grössere Quantitäten angewandt, so tritt zuerst eine Bläuung in den Stäbchen auf, die sich bald auch dem Kern mitteilt, gleichzeitig liegen stets mehr oder weniger reichliche Pigmentmengen im Innern der gewundenen Kanäle. Das gleiche gilt von den breiten Schenkeln der Henleschen Schleife. Die Markkanäle enthalten während der ganzen Ausscheidungszeit starke Farbstoffablagerungen im Lumen; gegen das Ende der Ausscheidungszeit verschwindet die Rindenfärbung früher als diejenige des Markes. Bemerkenswert ist die Angabe, dass die Hauptstückzellen den Farbstoff in kleinen Mengen reduzieren können. Nicht alle Kanälchen funktionieren gleichzeitig; es werden stets stärker und weniger

stark gefärbte Kanälchen gefunden. Gerade dieses Verhalten erscheint Heidenhain als Analogon zu den gleichen Erfahrungen an anderen Drüsenzellen als besonders wichtig. Da die Behauptung einer alternierenden Funktion der Nierenzellen in der Literatur bis in die neueste Zeit immer wiederkehrt und nur auf einem Beobachtungsfehler beruht, so ist es angebracht, gleich hier auf die Ursache dieser Erscheinung hinzuweisen. Die Kanälchen sind in der Länge ihrer Ausdehnung nicht gleichmässig zur Aufnahme des Farbstoffs befähigt, immer enthalten bestimmte Teile desselben Kanälchens mehr Farbstoff als andere. Auf Schnitten sieht man daher stets heller und dunkler gefärbte Stücke nebeneinander. Nur andere Methoden, besonders die Isolation, zeigen, dass stets alle Kanälchen in gleichem Masse von der Färbung betroffen sind. Wie spätere Untersuchungen gezeigt haben, ist keine von den oben erwähnten Beobachtungen in dem Sinne und Umfange für eine Ausscheidung des Farbstoffes in den gewundenen Kanälchen beweisend, wie Heidenhain glaubte. Das Farblosbleiben der Glomeruli, das allerdings bei einwandfreier Technik die Regel ist (s. darüber die Kontroverse zwischen Henschen 1879, Pautinsky 1880 und Gruetzner 1880—81), ist deshalb nicht von Belang, weil nach den Resultaten der neueren Forschung (s. Suzuki und meine späteren Ausführungen) alle genaueren Untersuchungen die Vorstellung notwendig machen, dass die Farbstoffe allgemein in sehr verdünnter Lösung aus dem Blut abgesondert werden. Der von Heidenhain und Altmann im Lumen gesehene und in den Glomeruluskapseln vermisste Farbstoff war aber niedergeschlagen, und hierfür können die verschiedenartigsten Ursachen in Betracht kommen.

Sehr störend für eine exakte Beurteilung der Nierenfunktion sind aber besonders einige aus der Natur des indigschwefelsauren Natrons sich ergebende Verhältnisse: die leichte

Reduzierbarkeit und die hohe Diffusibilität. Die letztere, von Heidenhain begreiflicherweise nicht in Betracht gezogen, ermöglicht es dem Farbstoff in so ziemlich alle feinsten Lücken des Körpers in stärkerer Konzentration einzudringen, wie neben einer Reihe anderer Untersucher besonders Arnold in seinen schönen Arbeiten über die Kittleisten und das Saftkanalsystem gezeigt hat. Das kommt nun für einen Teil der Experimente zur Erklärung in Betracht, die Heidenhain, gestützt auf seine Kenntnis der normalen Ausscheidung des Farbstoffes, anstellte.

Nach Ludwig ist die Absonderung des Wassers abhängig von der Grösse der Druckdifferenz in Blutgefässsystem und Harnkanälchen; die festen Harnbestandteile sollen in dem Verhältnis ihres Vorkommens im Blute mit dem Wasser filtriert werden; Heidenhain setzt den Druck in der Blutbahn herab bis zum Aufhören der Wasserabscheidung durch Rückenmarksdurchschneidung bei Kaninchen und injiziert dann 5 ccm indigschwefelsaures Natron intravenös; nach 1 Stunde ist nur die Nierenrinde blau; der Farbstoff findet sich vorwiegend im Innern der gewundenen, zum Teil auch der breiten Schleifenschenkel und der Sammelröhren (!) teils körnig, teils kristallinisch, während die Zellen ganz frei sind. (Könnte nicht der Blutdruck ausgereicht haben, um gerade soviel Flüssigkeit abzusondern, dass in die Blase kein Urin mehr kommt, weil die gesamte Flüssigkeitsmenge schon in den oberen Teilen wieder rückresorbiert war und so der Farbstoff im Lumen lieben blieb? D. Verf.)

Unter sonst gleichen Versuchsbedingungen sind nach 10 Minuten die meisten Epithelzellen der gewundenen Kanäle diffus gefärbt, bei Einführung grösserer Farbstoffmengen und gleichzeitiger Rückenmarksdurchschneidung ist auch ein grosser Teil der Kerne gefärbt. Die Kernfärbung ist also ein Ausdruck einer Überladung der Zellen mit Farbstoff, ist aber zum eigentlichen

Sekretionsakt nicht nötig. Ähnliche Resultate erhält man, wenn die Druckherabsetzung durch Aderlass bewirkt wird.

Versuche mit Unterbindung des Ureters der einen Seite und Einführung des Farbstoffes zeigen die gleichen Verhältnisse in der hydropischen Niere, wie bei der Blutdruckherabsetzung; nur sind die an der Ausscheidung beteiligten Kanäle nicht so zahlreich.

Werden grössere Mengen stark verdünnter Lösungen injiziert, so ist die Hauptfärbung in der Markschicht lokalisiert, mit Zunahme der Konzentration der injizierten Lösung nimmt die Färbung der Rinde zu. Die Grenzschicht bleibt stets in der Färbung zurück. Im Verlaufe einer längeren Ausscheidung nimmt die Färbung in der Rinde stets zuerst ab. (Alle diese Erscheinungen lassen sich ebensogut für die Ludwigsche Theorie verwerten. D. Verf.)

Bei einer zweiten Injektion, die der ersten 24 Stunden nachfolgt, nehmen die Kerne viel weniger leicht Farbstoff an, was auf eine Ermüdung zurückgeführt wird.

Wird die Nierenrinde eines lebenden Tieres an zwei Stellen geätzt, darauf indigschwefelsaures Natron injiziert, so sind die den geätzten Teilen der Rinde entsprechenden Markanteile vollkommen farblos, die Rindenteile führen in der ersten Zeit weniger Farbstoff, später mehr als die unverletzten Nierenteile. Die Erklärung liegt in einer völligen Sistierung der Wasserabscheidung (farbloses Mark, keine Weiterbeförderung des Farbstoffes), deshalb nimmt auch die Färbung noch zu einer Zeit zu, wo in der übrigen Niere der Farbstoff schon wieder verschwindet. Ein Versiegen der Wasserabsonderung wird zurückgeführt entweder auf eine nicht näher eruierbare Zirkulationsstörung oder auf eine Stauung durch Ätzverschluss der Kanäle. (Wenn auch ausdrücklich angegeben wird, dass keine mikroskopischen Anhaltspunkte für eine Stauung vorhanden waren, so scheint doch letztere hauptsächlich in Frage

zu kommen, da die Hauptstücke fast alle einmal bis fast unter die Oberfläche reichen, und dann kann die Ludwigsche Theorie wieder zur Erklärung herangezogen werden. D. Verf.)

Heidenhain glaubt, dass die Salze in seinen Versuchen nur mit einer minimalen Wassermenge ausgeschieden werden, da sie sonst weiter nach abwärts geschwemmt worden sein müssten. Da aber sicher eine beträchtliche Menge Wassers zur Abscheidung solcher Farbmengen nötig ist, so ist gerade dieser Umstand für Ludwig zu verwerten.

Versuche mit reichlicher Einführung von harnsaurem Natron in das Blut ergaben die Anwesenheit von Harnsäurekonkrementen im Lumen der Harnkanäle. Die Glomeruli waren auch hier frei. Herabsetzung des Blutdruckes mit nachfolgender Harnsäureeinspritzung erzeugt nach kurzem Versiegen der Wasserabscheidung eine reichliche Harnflut; dasselbe tritt bei Ätzung der Rinde ein. Das Wasser soll hierbei aus anderen Quellen stammen. (Es ist sehr gut möglich, dass eine Umkehr des Flüssigkeitsstromes statthat, so dass in diesen Fällen tatsächlich die Salze mit von den Epithelien ausgeschieden werden; s. die analogen Versuche von Nussbaum.)

Ich habe die Versuche und Schlussfolgerungen Heidenhains hier so genau referiert, um zu zeigen, dass trotz der grossen Suggestivkraft, die in ihnen steckt und die sie wie wenig andere auf die wissenschaftliche Welt ausübten, doch ihre Grundlage nicht ausreicht, um die daraus aufgebaute Theorie zu stützen. Damit soll aber Heidenhain nicht das Verdienst geschmälert werden, zum ersten Male die Wege gezeigt zu haben, wie dem so ausserordentlich schwierigen Problem der Harnbereitung beizukommen ist.

Die Mitteilung der ersten Heidenhainschen Versuche veranlasste v. Wittich (1875), ältere Versuche über die Ausscheidung von Karminammoniak wieder aufzunehmen und weiterzuführen. Diese Mitteilungen enthalten eine Reihe später

nicht mehr so beachteter Resultate. Karminammoniak, genau nach der Vorschrift von Chrzonszczewsky hergestellt, wird gut vertragen. Kaninchen bekommen 5 ccm intravenös, nach 15 Minuten sind auch nach dem Ausspritzen der Gefässe mit Chlorkalium die Kapseln der Glomeruli diffus gerötet, die Kerne der Gefässschlingen sind farblos, ebenso die Zellen der Harnkanäle. In letzteren liegen gefärbte Inhaltsmassen, teils diffus gefärbt, teils körnig.

Bei kuraresierten Kaninchen erscheint schon nach 50 Sekunden im Ureter der Farbstoff. Bei Injektion von 5 ccm dauert die Gesamtausscheidung 6—7 Tage, während indigschwefelsaures Natron schon nach 24 Stunden fast vollkommen ausgeschieden ist. In der Niere nimmt die Zahl der beteiligten Kanälchen mit der Zeit zu. Die einzelnen Kanäle beteiligen sich nicht gleichzeitig an der Ausscheidung. Im Gegensatz zu Karmin, das v. Wittich nie in den Zellen selbst sah, liegen bei Vögeln die harnsauren Salze sehr oft in den Zellen.

Doppelinjektion von Karmin und indigschwefelsaurem Natron (5 ccm Karmin, dann 5 ccm indigschwefelsaures Natron, nach $^1/_2$ Stunde Tötung) ergab Rötung der Kapseln, Karmin in den Lumina der Rindenkanälchen und im Mark, indigschwefelsaures Natron in den Zellen, besonders auch den Kernen, und körnig im Lumen. Da frisches Serum indigschwefelsaures Natron nicht reduziert, kann die Farblosigkeit der Glomeruli nicht von einer Reduktion herrühren.

Versuche mit Einbringung von Karmin in die Trachea und in den Darm haben nicht so konstante, aber entsprechende Resultate, wie die intravenöse Applikation. Meist blieben die Glomeruli farblos, wie auch bei indirekter Einführung von indigschwefelsaurem Natron die Zellen meist farblos blieben; das wird durch die geringere Menge Farbstoff erklärt, die in der Zeiteinheit durch die Niere passiert.

Bei Einführung von indigschwefelsaurem Natron in die

Trachea von Kaninchen (13 ccm in 1 Stunde) sind, abgesehen von dem normalen Bild in den geraden Kanälen, zahlreiche Kerne gefärbt. Das bringt v. Wittich auf den Gedanken, dass auch die von Heidenhain beschriebene Kernfärbung in den gewundenen Kanälen auf postmortaler Imbibition beruhe. Dafür sprechen auch manche bei der Fixation zu beobachtende Erscheinungen.

S. 93: „Sind wir aber hieraus wohl berechtigt, den Schluss zu ziehen, dass sich die Drüsenzellen an der Ausscheidung des Karmins gar nicht beteiligen? Der Entdecker der Imbibitionsmethode, Gerlach, hat bereits darauf aufmerksam gemacht, dass an lebenden Zellen das Karmin gar nicht haftet, und dass an den abgestorbenen sich zunächst die Zellkerne, später erst die Zellenmasse färbt."

v. Wittich glaubt also, dass Carmin im Gegensatz zu indigschwefelsaurem Natron auch in den Glomerulis ausgeschieden wird, wenn er auch die Beteiligung der gewundenen Kanälchen nicht völlig ausschliesst.

Dieser scheinbare Gegensatz im Verhalten bei der Nierenausscheidung zwischen Karmin und Indigkarmin erhielt eine wertvolle Stütze durch die geistreichen Untersuchungen Nussbaums (1877—78). Nussbaum benutzt zu seinen Experimenten die Tatsache, dass beim Frosch das Nierengewebe von zwei Seiten mit Blut versorgt wird; ausser den Nierenarterien, die hauptsächlich ihr Blut an die grossen Glomeruli abgeben, tritt an die Niere die Vena Jacobsonii, die aus der Vena iliaca hervorgehend als „Nierenpfortader" an der Seitenkante der Nieren vorbeizieht und durch eine Reihe grösserer Zweige mit dem die Nierenkanälchen umspinnenden Kapillarnetz in Verbindung tritt.

Zur Prüfung des Durchtrittsortes verschiedener Harnsubstanzen unterbindet Nussbaum bei grossen Fröschen die Nierenarterien. Dadurch hört die Wasserabscheidung auf;

indigschwefelsaures Natron wird trotzdem in dem 2. Abschnitt der Harnkanäle ausgeschieden; durch Harnstoff wird trotz unterbundener Nierenarterien die Wassersekretion wieder in Gang gebracht, also durch die Wand der Harnkanäle. Frösche, trocken gehalten, haben stets eine leere Blase, da das Wasser durch die Haut abgegeben wird; im Wasser sezerniert die Niere reichlich Flüssigkeit; bei unterbundenen Nierenarterien hört jedoch auch hier die Wasserabsonderung auf.

S. 143: „Der Harnstoff wird durch die Zellen der Harnkanäle ausgeschieden. Für das indigschwefelsaure Natron lässt sich sogar der Komplex der bei der Sekretion beteiligten Drüsenzellen genau abgrenzen.

Die Wasserabscheidung durch die Niere ist nicht allein vom Blutdruck, sondern auch von der Beschaffenheit der aus dem Blute auszuscheidenden festen Bestandteile abhängig. Soweit der Blutdruck sie beherrscht, erfolgt sie durch die Glomeruli; im übrigen aber durch die Tätigkeit der Nierenepithelien."

0,5 ccm Hühnereiweiss oder 10% Peptonlösung werden normalerweise vom Frosch ausgeschieden, bei unterbundener Nierenarterie nicht, trotzdem gleichzeitig für Harnstoff kein Hindernis besteht. Also kann das Eiweiss nur durch die Glomeruli ausgeschieden werden. Ebenso werden Zucker und Karmin bei unterbundener Nierenarterie nicht ausgeschieden. Dieses Verhalten wird als abnorm aufgefasst und in Zusammenhang gebracht mit einer Alteration der Wandung des Glomerulus; es wird dabei hingewiesen auf die gewebslädierenden Eigenschaften eines grösseren Zuckergehaltes im Blute, obwohl der Harn nach Zuckereinspritzung nicht eiweisshaltig ist; das trifft auch für Karmin zu. Um genuines Eiweiss durchtreten zu lassen, muss eben eine stärkere Läsion des Glomerulus stattgefunden haben; eine solche ist durch 6 Stunden langes Abklemmen der Nierenarterien zu erreichen. Lässt man die

Klemme wieder los, so wird der Urin eiweisshaltig. Die Glomeruli werden auch für indigschwefelsaures Natron durchgängig, wenn man das Tier kontinuierlich mit einem Strom einer schwachen Farbstofflösung durchspült; im Verlaufe von 5 Stunden tritt ein allgemeiner Hydrops auf, die Urintätigkeit stockt, und nun sind die Kapseln mit Farbstoff angefüllt. Das wird ebenfalls auf die Unterernährung der Gewebe zurückgeführt infolge der Blutausspülung. S. 591: „Der Glomerulus ist dazu bestimmt, unabhängig von der sekretorischen Tätigkeit der Niere die Wassermenge des Blutes konstant zu erhalten."

„Der Glomerulus birgt grosse Gefahren für den kranken Organismus in sich, indem beim Diabetes und bei Albuminurie Stoffe in die Harnkanäle gelangen und dem Körper entzogen werden, welche bei völliger Abgrenzung des Drüsenlumens gegen Blut- und Lymphgefässsystem durch echte Drüsenzellen abgehalten worden wären. Denn der Zucker wird bei Anhäufungen im Blute ausschliesslich vom Glomerulus durchgelassen; ebenso die Eiweisskörper des Blutes, wenn infolge einer Ernährungsstörung die Gefässwandungen verändert wurden."

Da ausser dem ziemlich schwer diffusiblen Karmin und Indigkarmin keine Farbstoffe untersucht wurden, so ist das einwandfreiere Resultat zweifellos die Nichtausscheidung dieses Farbstoffes bei Ausschaltung der Glomeruli; das Resultat für Indigkarmin ist nicht so beweisend, da die hohe Diffusibilität dieses Farbstoffes nicht in Rechnung gestellt ist. Immerhin muss die hohe Beweiskraft auch dieses Versuches anerkannt werden.

In dem nächsten Dezennium wurde die Heidenhainsche Methode vielfach, besonders auch zur Beurteilung pathologischer Zustände, verwandt; ich führe hier nur als Beispiel die Resultate von Litten, Kabierske, Seelig und Lindemann an.

Zum Beweise, dass durch eine bis 4 stündige Ligatur der Nierenarterie keine Veränderung der Arterienwandung eintritt, injiziert Litten entsprechend vorbehandelten Tieren indigschwefelsaures Natron nach Aufhebung der Ligatur in die Blutbahn. Durch die Glomeruli tritt kein Farbstoff, letzterer extravasiert auch an keiner Stelle. Das austretende Eiweiss soll aus den Harnkanälchen stammen.

Injiziert man während bestehender Ligatur den Farbstoff, so färbt sich die operierte Niere im Gegensatz zur gesunden nur diffus hell mit einigen dunkleren Inseln; in den dunkleren Inseln ist Kernfärbung eingetreten, sie sollen den Stellen entsprechen, zu denen aus anderen Gefässgebieten Blut strömt. Litten betrachtet diese Stellen als die besser ernährten. Wird die Ligatur zwei Tage oder länger liegen gelassen, so verlieren die Zellen dauernd die Fähigkeit, den Farbstoff auszuscheiden; es tritt keine Kernfärbung mehr auf. Anders verhalten sich die Zellen bei Chromvergiftung; trotzdem Eiweissausscheidung eine erhebliche Schädigung der Niere anzeigt, färben sich doch die Kerne regelmässig. Man sieht, dass Litten über das typische Verhalten geschädigter Zellen gegenüber einer vitalen Farbeinwirkung gänzlich ununterrichtet ist. Gewiss ist eine diffuse Färbung oft ein Ausdruck von Zellschädigung, aber Kernfärbung ist es in noch viel stärkerem Masse. Da zudem diffuse Zelldurchtränkung bei der Ausscheidung des Indigkarmins die Regel ist, wie auch Heidenhain angibt, so ist aus Littens Angaben der Grad der in seinen Experimenten gefundenen Zellschädigung nicht festzustellen. Angaben über Konzentration und Menge des sezernierten Harnes wären zur Beurteilung nötig gewesen.

Kabierske machte einige Versuche über die Ausscheidung des indigschwefelsauren Natrons in mit Chromsalzen vergifteten Nieren. Je weiter die Vergiftung vorgeschritten ist, um so weniger indigschwefelsaures Natron wird ausgeschieden.

Dabei färben sich die Kerne des Glomerulus, während in den gewundenen Kanälen nur sehr wenig Farbstoff sichtbar wird. Besonders das Lumen ist frei von Niederschlägen; die Kernfärbung im Glomerulus deutet auf eine Schädigung hin; die geringe Ausscheidung bezieht Kabierske auf die auch sonst nachweisbare Schädigung der Hauptstückzellen. Über die Menge des sezernierten Harnes werden keine Angaben gemacht; die geringe Konzentration und das Fehlen der sonst beobachteten Niederschläge kann am besten durch eine Verminderung der Rückresorption erklärt werden. Dass beim Fehlen einer solchen bedeutend mehr Farbstoff ausgeschieden werden müsste als unter normalen Verhältnissen, erscheint nicht notwendig; dagegen spricht die Tatsache, dass mit dem Fortschreiten der Erkrankung die Absonderung geringer wird, gegen einen rein filtratorischen Prozess, worin ich Kabierske beistimme.

Seelig weist mit Hilfe der Injektion von indigschwefelsaurem Natron nach, dass auch eine kurzdauernde Arterienligatur für die Niere einen schweren Eingriff darstellt, im Gegensatz zu der Thoraxkompression. Nach letzterer ist eine Abweichung von der normalen Farbstoffausscheidung nicht festzustellen. Wird aber die Nierenarterie auch nur $^1/_4$ Stunde unterbunden, so ist die Farbstoffausscheidung sehr herabgesetzt. Wird gleich nach Aufhebung der Ligatur Farbstoff injiziert, und nach 20 Minuten untersucht, so ist nur ganz vereinzelt Farbstoff nachweisbar, nach 4 und 24 Stunden ist das Resultat viel günstiger, aber lange nicht so wie auf der gesunden Seite. Nichts spricht dafür, dass die Glomeruli durchgängiger geworden sind. Über die Beschaffenheit des Harnes wird nichts gesagt.

Nach Unterbindung des Harnleiters bildet sich nach Lindemann erst eine Zirkulationsstauung, dann eine Kanälchenerweiterung, schliesslich eine Atrophie der Epithelzellen aus. Das Sekretionsvermögen für indigschwefelsaures Natron

nimmt in den beiden ersten Stadien quantitativ ab, zuletzt, während der Atrophie, findet sich auch Pigment in den Glomeruluskapseln neben Eiweissgerinnsel. Bei anderen Nierenerkrankungen zeigen sich keine Anhaltspunkte für eine Beteiligung des Glomerulus an der Ausscheidung.

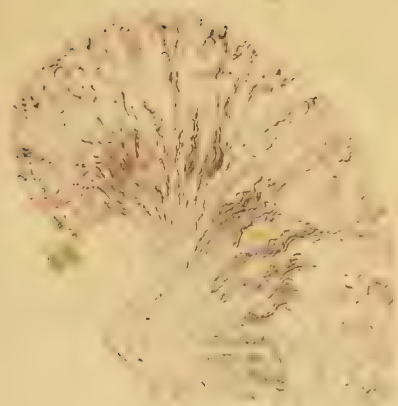
Die Reihe der Arbeiten, in denen indigschwefelsaures Natron zur Beurteilung einer veränderten Nierenarbeit verwandt wurde, sind damit keineswegs erschöpft; sie basieren aber fast durchweg auf den von Heidenhain gegebenen Grundlagen und bringen keine neuen zwingenden Tatsachen für die Beurteilung der Nierenarbeit.

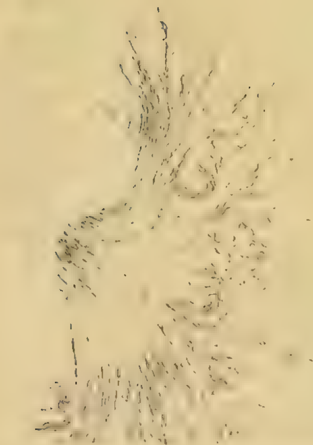
Um so interessanter ist für das Ausscheidungsproblem die wenig zitierte Dissertation von Glaevecke, die meines Wissens zum ersten Male die Wichtigkeit einer Kontrollierung der mikroskopischen Befunde durch die Beobachtung der Urinausscheidung hervorhebt; ich möchte darauf besonders hinweisen, weil leider später dieser Gesichtspunkt fast stets ausser acht gelassen worden ist und ein grosser Teil der Fehlresultate sich daraus erklärt. Glaevecke untersuchte die Ausscheidung der Eisensalze durch den Tierkörper.

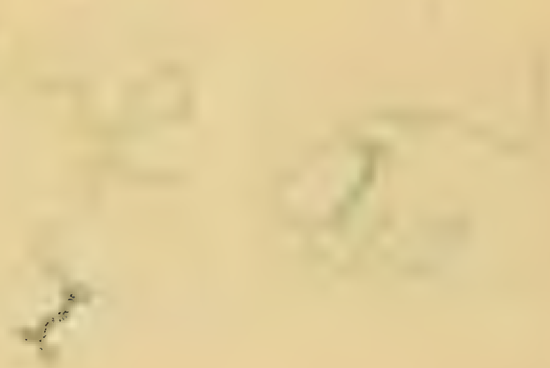
Kaninchen erhalten ca. 0,5 Ferr. citr. oxyd. subkutan, im Urin erscheint das erste Eisen nach $^1/_2$ Stunde, die Ausscheidung nimmt bis zu 2—4 Stunden zu, von da an langsam ab; nach 24 Stunden ist der Urin meist wieder normal.

In der Galle ist der Eisengehalt nur in der 4.—6. Stunde nach der Injektion vermehrt, er erscheint vorwiegend in Oxydform, gleichgültig, ob Oxyd oder Oxydul eingegeben worden war.

Bei den Nieren der ersten 9 Stunden sind die Markkanälchen dicht mit Eisen im Lumen beladen, die gewundenen Kanälchen der Rinde sind diffus grünlich gefärbt und enthalten neben gefälltem Eisen im Lumen auch in den Zellen körnige Eisenniederschläge. In späteren Versuchsstadien enthalten die Zellen nur mehr vereinzelt Eisen, im





Lumen der gewundenen Kanäle liegen noch Niederschläge, die Markteile der Nieren sind frei. Die Glomeruli sind stets farblos.

Die Untersuchungen sind für eine genauere Kenntnis zu summarisch, trotzdem geht aus ihnen hervor, dass das Maximum des Eisengehaltes im Urin keineswegs genau mit dem Färbungsmaximum der Nierenrinde übereinstimmt, ein Resultat, das mit den Resultaten der neueren Forschung über die Farbstoffausscheidung sehr gut übereinstimmt.

Ähnliche Resultate sind auch in der in vielfacher Beziehung hochinteressanten Arbeit von Dreser, einem Schüler Heidenhains, enthalten.

Dreser benutzte die Eigenschaften des Säurefuchsins, in alkalischer Lösung farblos, in saurer Lösung gefärbt zu erscheinen, um einmal die Verhältnisse der Säureabsonderung, dann auch den Sauerstoffverbrauch in der tätigen Nierenzelle zu untersuchen. Er steht dabei vollkommen auf dem Boden der Heidenhainschen Theorie.

Wird Fröschen eine 5—10%ige Lösung in den Rückenlymphsack injiziert, so ist der Urin nach einer halben Stunde rot gefärbt, die Färbung ist in den ersten Stunden ausserordentlich intensiv und verstärkt sich nicht auf Säurezusatz zu dem Urin; dies tritt aber ein, wenn nach 3—4 maliger Injektion der Farbgehalt des Urins allmählich zu sinken beginnt, trotz dauernder Zufuhr neuen Farbstoffes. Die nach Säurezusatz dann entstandene Harnfarbe ist aber auch noch geringer als nach der ersten Injektion. Es ergibt sich also, dass einmal quantitativ die Ausscheidungskraft vermindert ist, aber der später abgesonderte Urin hat auch einen verminderten Säuregehalt. Dreser erklärt das damit, dass das Glomerulusfiltrat alkalisch ist und die Säure zusammen mit dem Farbstoff in den gewundenen Kanälchen abgesondert werde.

In der Niere ist eine Stunde nach der Injektion keinerlei Färbung in den Zellen eingetreten; nach länger dauernder

Sekretion sind die Epithelzellen des 2. Abschnittes mit vielen kleinen roten Granulis beladen. Diese Granula liegen mehr nach der Lumenseite der Zellen. Dies Verhalten wird damit erklärt, dass bald eine Ermüdung der Zellen eintritt, die zu einer Sekretstauung führt. Damit verbunden sein müsse eine Säurestauung, da sonst der Farbstoff nicht sichtbar sein könne. Werden die Nierenarterien nach Nussbaum unterbunden, so sind gleichwohl die gewundenen Kanälchen nach 1–2 Stunden, also früher als unter normalen Verhältnissen, rot gefärbt; Dreser meint das aus der mangelhaften Ausspülung des Sekretes infolge der Glomerulusausschaltung zurückführen zu können.

Kernfärbungen wurden ebenso wie bei analogen Versuchen mit Bordeauxrot, Fuchsin und Säureviolett nur bei geschädigten Kanälchen festgestellt. Versuche mit Alizarinkarmin, das in neutraler Lösung gelbrot, in alkalischer Lösung blauviolett ist, ergaben stets Farblosigkeit der Glomeruli und der gewundenen Kanälchen, dagegen teils blaue, teils rote Inhaltsmassen in den 4. Abschnitten; eine Erklärung wird dafür nicht gegeben.

Methylenblau wird zum grössten Teil als Leucoprodukt ausgeschieden, das sich durch Oxydation leicht wieder herstellen lässt. Nach längerer Versuchszeit findet sich auch dieser Farbstoff in Granulaform in den 2. Abschnitten der Harnkanälchen wieder. Demnach wurde das Methylenblau in saurer Lösung reduziert, da die Säureausscheidung dieser Kanälchen durch die Versuche mit Säurefuchsin erwiesen ist. Das lehren auch Versuche mit anderen Farbstoffen; wasserlösliches Indulin, das in alkalischer Reaktion reduziert nachträglich leicht wiederhergestellt werden kann, wird in sauren Reduktionsmitteln definitiv zu einem rötlichen Farbstoff umgewandelt. Frösche sondern nach Indulineingabe einen schwach rötlich gefärbten Urin ab, aus dem sich die blaue Farbe nicht regenerieren lässt. Dreser wusste allerdings nicht, dass den Indulinen und den Nigrosinen

ein rötlicher Farbstoff beigemengt ist, der viel leichter diffusibel ist als der Hauptfarbstoff; die Erklärung des Versuchsausfalles ist daher hinfällig, und damit eine in der Niere stattfindende Reduktion hierdurch nicht erwiesen. Ebenso wie Indulin werden Fuchsin, Methylviolett, Methylgrün, die ebenfalls von sauren Reduktionsmitteln definitiv umgewandelt werden, im Harn in einer nicht regenerierbaren reduzierten Form ausgeschieden. Die Möglichkeit, dass sie aus anderen Gründen in stark verdünnter Form ausgeschieden werden, wird nicht in Erwägung gezogen. Farbstoffe dagegen, die nur in alkalischer Reaktion reduziert werden, wie Phenolphthalein, Alizarin, Fluorescein werden unverändert ausgeschieden. Diese letzteren Farbstoffe sind sämtlich sehr diffusibel, eine höhere Harnkonzentration bei ihrer Ausscheidung ist daher auch ohne die Erklärung des Autors begreiflich.

Versuche an Kaninchen ergaben, dass im Blute nennenswerte Mengen reduziertes Methylenblau nicht vorhanden sind; die Reduktion muss also im Gewebe selbst stattfinden, wofür bei den Nierenzellen der „Heisshunger“ nach Sauerstoff verantwortlich zu machen ist.

1885 trat Ehrlich mit seinen epochemachenden Untersuchungen über die biologische Verwertbarkeit von Farbstoffversuchen an die Öffentlichkeit; aufsehenerregend war besonders ein Nebenerfolg dieser Arbeiten, die Methylenblaufärbung der Nerven. Diese Entdeckung stellte den eigentlichen Beginn dessen dar, was heute allgemein unter „vitaler Färbung“ verstanden wird. Die von Ehrlich anfangs vorwiegend benutzten basischen Farbstoffe haben sich aber aus bestimmten später bekannt gewordenen Eigenschaften als für die Erforschung des Nierenproblems nicht so geeignet erwiesen wie die sauren; Ehrlich selbst ist denn auch dem Nierenproblem nicht näher getreten.

Die Gründe, weshalb sich die basischen Farbstoffe zur Ver-

folgung der Farbstoffausscheidung nicht eignen, sind, wenn auch nicht ausgesprochen, in der Mitteilung O. Schulzes 1887 enthalten; er beschrieb Versuche an Froschlarven, die er in verdünnten Methylenblaulösungen züchtete; sie färbten sich allmählich vollkommen blau, indem der Farbstoff sich in präformierten Zellgranulis, den sog. Bioblasten Altmanns, aufspeicherte. Dieses Resultat wurde später besonders durch die Untersuchungen Fischels für eine ganze Reihe von basischen Farbstoffen bestätigt und weiter ausgebaut. Es ist nun ohne weiteres klar, dass bei dem Bestehen derartiger besonderer, nach unserer Kenntnis nur einer Reihe von basischen Farbstoffen zukommenden Affinitäten zu bestimmten Zellbestandteilen eine eventuell beobachtete Färbung uns über die Strömungsrichtung in den ausscheidenden Organen schwer etwas aussagen kann.

Abgesehen von einer wenig exakten Veröffentlichung von Talat berücksichtigten denn auch die Forscher weiterhin vorwiegend die klassischen Nierenfarbstoffe, Karmin und Indigokarmin. Bouillot allerdings verwendet einen anderen Farbstoff mit sauren Eigenschaften, das Purpurin. Er wiederholt die Experimente Nussbaums und kommt bezüglich der Zucker- und Eiweissausscheidung zu denselben Resultaten. Bei Eingabe des Farbstoffes ist nur der 2. Abschnitt der Nierenkanälchen gefärbt, bei Rückenmarksdurchschneidung und Eingabe grösserer Mengen findet man Farbstoffgranula im Lumen und in den Zellen; werden die Nierenarterien unterbunden, so erscheint trotzdem der Farbstoff in den Zellen des 2. Abschnittes, das gleiche Resultat erhält man aber auch, wenn die Nierenpfortader unterbunden wird, ein Versuch, den später Gurwitsch weiter ausgebaut hat; trotz dieser Resultate hält Bouillot es für sicher, dass der Farbstoff in den gewundenen Kanälchen ausgeschieden wird.

In diese Zeit fallen auch die ersten Arbeiten Ribberts

über die Farbstoffausscheidung; sie sollen unten an Hand seiner zusammenfassenden Darstellung in der Bibl. med. referiert werden. Sein Schüler A. Schmidt suchte genauer in die Vorgänge bei der Karminausscheidung einzudringen.

Anschliessend an die Beobachtungen von Chrzonszczewsky, v. Wittich und Nussbaum macht Schmidt es sich zur Aufgabe, den scheinbaren Gegensatz im Ausscheidungsort des Indigokarmins und des Karmins aufzuklären; die Beobachtungen der beiden ersten Forscher, dass Karminkörnchen im Kapselraum gefunden werden, erklärt er aus der Anwendung unklarer Lösungen, die Angabe v. Wittichs, dass er die Kapselräume diffus gerötet gesehen habe, erklärt er als postmortale Diffusion. Machte er die normalen Nussbaumschen Versuche, so erhielt er dasselbe Resultat wie dieser Forscher; fügte er aber bei unterbundenen Nierenarterien zu der Karminlösung ein wenig Harnstoff, so war der Blasenharn nach 3—7 Stunden gerötet; über das mikroskopische Bild macht er keine Angaben. Er glaubt, dass normalerweise das schwerer ausscheidbare Karmin infolge der durch die arterielle Unterbindung gesetzten Ernährungsstörung nicht, sondern erst durch die stimulierende Wirkung des Harnstoffes zur Ausscheidung gelangen könne, während das Indigokarmin auch von den leicht geschädigten Zellen noch bewältigt werden könne.

Zu seinen Versuchen verwendet Schmidt Natronkarmin und Lithionkarmin; im Körper findet sich stets nur eine diffuse Rötung des Bindegewebes, die Parenchymzellen bleiben ungefärbt. (Schmidt hat wohl nur sehr kurz dauernde Experimente gemacht.)

Bei Säugetieren findet er in den gewundenen Kanälchen verschieden stark ausgeprägt an der Innenseite des Bürstensaumes eine Reihe roter Körnchen, der sich in Fällen stärkerer Färbung eine ebensolche an der Zellenseite hinzugesellt; der

Bürstensaum selbst ist diffus gerötet. In seltenen Fällen treten solche Körnchen innerhalb der Zellen auf. (Schmidt untersuchte nur ca. $1^1/_2$ Stunde nach der Injektion.) Er glaubt, dass diese Körnchen aus den Zellen stammen und will auch eine organische Grundsubstanz in ihnen aufgefunden haben. Beim Frosch dagegen finden sich nur ausnahmsweise im Lumen der 2. Abschnitte Körnchen, hier sind die Zellen mit zahlreichen helleren Granula besät, während im Lumen und zwischen (angeblich auch in) den Zellen der 4. Abschnitte viel dunklere Körnchen angetroffen werden, was aber aus den Zeichnungen nicht hervorgeht. Schmidt glaubt, dass sich diese Abschnitte hier auch an der Sekretion beteiligen.

Schmidt meint nach alledem, dass die im Lumen gefundenen Körnchen identisch sind mit den Granulis in den Zellen, und dass seine Befunde am besten mit den Altmannschen Beobachtungen über die Zellgranula zusammenstimmen. Doch sind die Beobachtungen Schmidts, wie aus den späteren Untersuchungen hervorging, so unvollständig, dass bindende Schlüsse auf ihnen nicht aufgebaut werden können.

Eine weitere Stütze für die Heidenhainsche Theorie lieferte sein Schüler Bial.

Entgegen den Angaben v. Wittichs findet Bial bei Wirbeltieren niemals Harnsäure in den Nierenzellen, sondern stets nur im Lumen der Harnkanälchen. Dagegen enthalten die Nierenzellen von Helix pomatia regelmässig stark lichtbrechende Konkremente, die sich chemisch als Guaninverbindungen erweisen. Löst man diese Sekrete vorsichtig in wässerigen Medien auf, so bleibt eine organische Grundlage zurück. Durch verschiedene Färbemethoden lässt sich dieser sog. Guaninträger als ein besonderer Bestandteil der Zelle definieren; bei lange in Feuchtigkeit lebenden Zellen bildet sich um das Konkrement eine Flüssigkeitsvacuole, die bei Trockenschnecken vermisst wird; in dieser Vacuole findet sich auch

Farbstoff, der in den Darm injiziert wird (Säurefuchsin, Indigokarmin). Die Abstossung der Konkremente ist nicht beobachtet, der Autor glaubt aber, dass sie abgestossen werden, weil er ähnliche Gebilde im Harn gefunden hat.

Allen diesen Forschungen stellte sich 1895 Sobieransky entgegen. Zunächst sucht er die von Heidenhain aus den Versuchen mit indigschwefelsaurem Natron gezogenen Schlüsse zu entkräften, wobei er besonders auf die für eine Färbung der Glomeruli ungünstigen Verhältnisse hinweist und die Möglichkeit einer Färbung derselben unter besonderen Umständen erweist. Auch die von Schmidt gegen die ältere Auffassung der Karminausscheidung gemachten Einwände weist Sobieransky zurück und erklärt die von ersterem beschriebenen Bilder als durch Farbstoffresorption entstanden. Die eigenen Versuche Sobieranskys beziehen sich vorzugsweise auf die Beobachtung der Indigokarminausscheidung bei gleichzeitiger Anwendung verschiedener Diuretika. Auch diese Versuche liefern ihm sämtlich eine Stütze für seine, im wesentlichen mit Ludwigs Theorie übereinstimmende Ansicht, dass im Glomerulus ein Filtrat des Blutserums und aller gelöst darin vorkommenden Stoffe abgesondert werde, welches im Verlauf durch die Harnkanälchen eine Eindickung durch Rückresorption erfahre. Dabei werden aber vitale Zellkräfte für das Zustandekommen der Eindickung zugegeben und von einer formelmässigen Fassung dieser Vorgänge abgesehen. So sehr diese Arbeit Sobieranskys in den neueren Schriften angefeindet worden ist, so sind die Hauptargumente nicht entkräftet, wenn auch zugegeben werden muss, dass viele seiner Voraussetzungen, so die Beurteilung der vitalen Kernfärbung, nicht haltbar sind; Einzelheiten müssen in der Originalarbeit eingesehen werden.

Wie unsicher trotz der zahlreichen Untersuchungen die Forscher auch damals noch in der Beurteilung des Nierenproblems waren, zeigen besonders die Arbeiten Ribberts.

Dieser Forscher hatte schon in einer grösseren Anzahl von Publikationen die Farbstoffausscheidung in den Nieren behandelt. Er fasste diese und andere Nierenforschungen 1896 in einer grösseren Arbeit zusammen. Leider fussten auch seine schönen Forschungen teilweise auf Voraussetzungen, die sich heute nicht mehr halten lassen.

In den Glomeruli wird sicher der grösste Teil des Wassers ausgeschieden (Nussbaum); mit ihm tritt auch der Zucker und das Eiweiss durch, sofern es artfremd ist. Dass das Eiweiss wohl ausschliesslich durch den Glomerulus tritt, beweist folgender Versuch: Spritzt man einem Kaninchen durch eine eingebundene Kanüle Hühnereiweiss direkt in die Nierenarterie und untersucht 1 Minute nach der Injektion, so findet sich Eiweiss ausschliesslich in den Kapselhohlräumen. Dasselbe gilt für Hämoglobin, wenn auch das in den Epithelzellen später nachweisbare Eisenpigment zur Vorsicht mahnt.

Entgegen den älteren Untersuchungen kommt Ribbert zu der Anschauung, dass Karmin ebenso wie Indigkarmin in den gewundenen Kanälchen ausgeschieden wird. Er injiziert Kaninchen 5—10 ccm einer gesättigten Lösung von Lithionkarmin; die allgemeine Anordnung des Karmins in der Niere stimmt in den ersten Stadien mit der des Indigkarmins überein: die Markteile enthalten die Hauptmenge des Farbstoffes, und zwar körnig im Lumen; schon 10 Minuten nach der intravenösen Injektion ist auch in den Zellen der gewundenen Kanäle und deutlicher angeblich in den breiten Schleifen und Schaltstücken Farbstoff in Form blasser Körnchen nachweisbar. 24—48 Stunden dauernde Versuche zeigten die gewundenen Kanäle und die Schleifen und Schaltstücke intensiv mit Farbstoff beladen, während nach 7 und 16 Tagen nur noch Schleifen und Schaltstücke den Farbstoff in klumpiger Form enthielten. Wie spätere Forscher gezeigt haben, hat Ribbert Teile der gewundenen Kanäle als Schleifen und

Schaltstücke angesehen, so dass sämtliche obigen Angaben als topographisch falsch anzusehen sind. (Näheres darüber siehe im Text.)

Doppel- und Dreifachinjektionen von Karmin, indigschwefelsaurem Natron und Harnsäure ergeben, dass offenbar das erste mehr in den unteren, die beiden letzten in den oberen Partien der gewundenen Kanälchen ausgeschieden werden. Daraus ergebe sich eine spezifische Tätigkeit der einzelnen Epithelzellen verschiedenen Stoffen gegenüber; diese Schlüsse beruhen auf der Beobachtung, dass man häufig die verschiedenen Substanzen im Lumen einzelner Kanälchen getrennt antrifft.

Wird Hämoglobin oder Eiweiss zusammen mit Karmin eingegeben, so findet sich kurze Zeit nachher Hämoglobin in den Kapseln, Karmin in den Kanälchen. Dass das Kapselexsudat nicht gefärbt ist, erklärt sich nach meiner Meinung daraus, dass hier noch keine Möglichkeit besteht, den Harn einzudicken, weil die geeigneten Zellen fehlen. Auch bei durch 2 stündige Arterienabklemmung hervorgerufener Albuminurie wird im Glomerulus kein Karmin gefunden. Nach allem hält Ribbert die ausschliessliche Ausscheidung des Karmins wie des Indigkarmins in den gewundenen Kanälchen für erwiesen.

Dass eine Wasserresorption in den Markteilen stattfindet, wird durch mehrere Versuche erwiesen; wird der Markkegel einer Niere exstirpiert, so sondert diese einen sehr verdünnten Harn ab. Sticht man mit der Kanüle in das Mark und injiziert in der Richtung nach der Rinde 1 ccm eines weinroten Karminharnes, so zeigt die sofort angeschlossene Untersuchung eine körnige Karminausfüllung der Kanäle bis hinauf zu den unteren Abschnitten der gewundenen Teile; nach oben nimmt die Färbung an Intensität ab. Diese Ausfällung kann nur von einer durch Wasserresorption entstandenen Eindickung herrühren; dabei ist bemerkenswert, dass auch der Bürstensaum durchtränkt ist und auch der Farbstoff in die Zellen selbst auf-

genommen wurde. Indigkarmin gab das gleiche Resultat. Ribbert meint aber, dass von den gewundenen Kanälchen in der Norm jedenfalls nur der untere Abschnitt für eine Resorption in Frage komme. Die anfangs beschriebenen Karmineinlagerungen in den Schleifen und Sammelröhren werden nunmehr auf Resorption bezogen. Durch Resorption und Sekretion können also sehr ähnliche Bilder zustande kommen.

Ribbert ist auch der Ansicht, dass die Gallenfarbstoffe bei Ikterus durch die gewundenen Kanälchen ausgeschieden werden, weil sie in deren Zellen gefunden werden. Die Pigmente, die in menschlichen Nieren gefunden werden, lokalisiert Ribbert in die Schaltstücke und führt sie auf eine Resorption zurück. Dass übrigens Ribbert den histologischen Unterschied zwischen Schaltstücken und Hauptstücken nicht gekannt hat, geht aus seinen Besprechungen auf S. 25—26 hervor, wo er gegen v. Kahldens Ansicht polemisiert, dass bei Intoxikationserkrankungen der Nieren die Hauptstücke besonders früh erkranken sollen; er beschreibt da Veränderungen des Bürstensaumes an „gewundenen Kanälchen", die dem ganzen Zusammenhang nach nur Schaltstücke im Sinne des Autors sein können (siehe dazu Abb. 31 u. 32 bei Ribbert).

In den nächsten Jahren wurden hauptsächlich Farbstoffe verwandt, um dem feineren Bau der Nierenzellen nachzuspüren; diese Forschungen stehen innig in Zusammenhang mit der Ausbildung der Methode der sog. vitalen Färbung, um deren Ausbau sich damals neben Ehrlich besonders Michaelis, Fischel und Arnold grosse Verdienste erworben haben. Das Hauptresultat dieser Forschungen war ja, dass in einer grossen Zahl von Zellen Granula sich während des Lebens mit einer Reihe basischer Farbstoffe darstellen liessen; durch Arnolds zahlreiche Untersuchungen wurde weiter gezeigt, dass zum Zustandekommen dieser Färbungen der Zusammenhang der Zellen mit dem Organismus keineswegs notwendig ist; auch

sog. überlebende Zellen zeigen fast die gleichen Eigenschaften den basischen Farbstoffen gegenüber. Besonders klar ging dies aus den Forschungen Arnolds an den Nierenzellen hervor.

Arnold vergleicht mit verschiedenen Farbstoffen die vitale und supravitale Färbung an den Nierenepithelien. Frische Nierenstückchen werden in stark verdünnte Neutralrotlösungen gelegt; nach 10—15 Minuten tritt von der Lumenseite aus eine Granulafärbung auf, die sich von hier aus nach der Zellbasis ausdehnt, wobei der Kern 24 Stunden lang farblos bleibt. Noch 24 Stunden nach dem Tode ist bei tierischem Material diese Färbung zu erreichen, menschliches Material färbt sich schon nach 6 Stunden nicht mehr. Werden Mäusen alle 20 Minuten 1 ccm eingespritzt (subkutan) bis zum Tode, so ist die Färbung schwächer, aber entsprechend. Methylenblau färbt langsamer und nicht so regelmässig, bei starker Färbung kommt es auch zu einer blassen Tinktion der Stäbchen, in denen dann die gefärbten Granula gelegen sind. Auch die geraden Kanälchen enthalten vereinzelt Granulafärbungen. Von einer gesättigten Lösung von indigschwefelsaurem Natron erhalten Mäuse in Abständen von 10—15 Minuten je 1 ccm subkutan, Stäbchen und Kerne waren ungefärbt, es fand sich massenhaft Farbstoff im Lumen und gefärbte Körnchen in Bürstensaum und supranucleärem Protoplasma. Lithionkarmin, ebenso angewandt wie die anderen Farbstoffe, ergibt dieselben Bilder wie bei Ribbert.

Arnold lässt es unentschieden, ob die mit Neutralrot und Methylenblau einerseits, mit den anderen Farbstoffen andererseits darstellbaren Granula als analoge Bildungen anzusprechen sind. Er hält es auch nicht für erwiesen, dass die im Lumen befindlichen Körner mit den Zellgranulis identisch sind.

Arnold spricht sich aber mit aller Bestimmtheit dahin aus, dass die mit den basischen Farbstoffen darstellbaren

Granula mit den von ihm in fast allen Zellen des Körpers nachgewiesenen Plasmosomen identisch sind; bemerkenswerterweise sind bei Anwendung von Indigokarmin und Karmin supravitale Färbungen nicht zu erzielen. Neuere Forschungen haben gezeigt, dass dies für alle Farbstoffe mit saurem Charakter zutrifft, worüber in einem späteren Kapitel näher abgehandelt werden soll.

Während nun, wie wir sahen, Arnold in der Deutung seiner Resultate sich auf die Identifizierung der gefärbten Gebilde mit auch sonst nachweisbaren Strukturelementen der Zellen beschränkte, liess sich Gurwitsch, der ebenfalls mit sauren und basischen Farbstoffen arbeitete, dazu verleiten, die zuerst von Dreser und Schmidt gesehene granuläre Färbung in den Nierenepithelien zum Ausbau einer detaillierten Theorie der Zellfunktion zu verwenden.

Gurwitsch benutzt die von Nussbaum zuerst experimentell ausgenützte eigentümliche Art der Blutversorgung der Froschniere in umgekehrter Weise; er unterbindet die Vena portae renis, wodurch er die direkte Blutversorgung der Nierenkanälchen ausschaltet. Trotzdem nimmt die Harnmenge der operierten Niere gegenüber derjenigen der gesunden ab (operierte 0,5, gesunde 0,8—1,0), während nach der Ludwigschen Theorie die Resorption von Wasser unterbunden sein und infolgedessen die Harnmenge zunehmen müsste; Gurwitsch zieht aber gar nicht die Möglichkeit in Betracht, dass durch die Operation auch der Glomerularkreislauf gelitten haben könnte, so dass dieses Experiment viel von seiner Beweiskraft einbüsst. Wird bei derselben Versuchsanordnung indigschwefelsaures Natron injiziert, so sezerniert die operierte Niere viel schwächer als die gesunde; als Erklärung gibt Gurwitsch die Möglichkeit zu, dass „in der Ausscheidung der Glomeruli der Farbstoff in geringer, dem Blutplasma gleicher Konzentration enthalten ist", ausserdem sollen sich aber die

untersten Teile der 2. und die 3. und 4. Abschnitte vermöge ihrer Versorgung vom arteriellen System aus an der Ausscheidung beteiligen. Für diesen Versuch gilt der gleiche Einwand wie für den vorigen, da bei einer eventuellen Zirkulationsstörung auch im arteriellen System die Wenigerausscheidung im Glomerulus erklärt wäre und die geringere Anzahl von Niederschlägen in der operierten Niere leicht durch das Fehlen einer konzentrierenden Wasserresorption zu erklären wäre.

Um nun eine feste Handhabe für das Verständnis des Sekretionsvorganges zu gewinnen, geht Gurwitsch in seinen weiteren Betrachtungen von der Overtonschen Theorie der Plasmahaut aus; Overton hatte bekanntlich auf Grund einer sehr grossen Untersuchungsreihe den Satz aufgestellt, dass nur solche Körper in die Zellen einzudringen vermögen, die eine gewisse Löslichkeit in den sog. Lipoiden besitzen; daraus ergab sich die Vorstellung, dass die Zellen eine, wenn auch bei tierischen Zellen nicht nachweisbare, Plasmahaut besitzen, die aus lipoiden Stoffen aufgebaut ist. Insbesondere schien diese Vorstellung für die Farbstoffe gültig zu sein, indem sich herausstellte, dass alle Farbstoffe, die als gute Vitalfarben bekannt waren, eine mehr oder minder gute Lipoidlöslichkeit aufwiesen; der Grad des Vitalfärbevermögens war von Overton auf Grund von Versuchen an Algen festgestellt worden. Gurwitsch findet sowohl bei lipoidlöslichen wie bei lipoidunlöslichen Farbstoffen eine Färbung in den Nierenzellen, die dort in besonderen Vacuolen lokalisiert ist, deren er 3 Arten beschreibt: 1. solche mit fettigem Inhalt, 2. solche mit durch Salze koagulierbarem Inhalt, denen er Eiweissnatur zuschreibt, 3. solche, die sich bei allen Fixationsmethoden als helle Lücken darstellen und vermutlich eine Salzlösung enthalten. Dass beide Arten von Farbstoffen in die Zellen eindringen, erklärt Gurwitsch damit, dass der Aussenseite der Nierenzellen die allen übrigen Zellen zukommende lipoide Plasmahaut fehle; die im

Protoplasma aufgefundenen Vacuolen haben die Aufgabe, verschiedene Stoffe nach den Gesetzen der Löslichkeit zu sammeln und werden deshalb als Kollektoren oder Kondensatoren bezeichnet. Aus verschiedenen in den Schnitten angetroffenen Bildern baut sich der Autor den Vorgang der Sekretion auf, wonach zuerst gefärbte Vacuolen mehr an der Zellenbasis, dann in der ganzen Zelle, schliesslich dicht unter dem Bürstensaum zu finden sind. Die Vacuolen entleeren teils ihren Inhalt durch die Poren des intakten Bürstensaums hindurch, teils bringen sie durch ihre Spannung den Bürstensaum zum Schwunde und platzen frei in das Lumen. Ich werde später noch Gelegenheit haben, die Unhaltbarkeit dieser Exkretionsvorstellung zu erweisen. Die Verdienste Gurwitschs andererseits liegen in der Erkennung des Umstandes, dass die Farbstoffe in gelöster Form in den Granulis enthalten sind, und in der Hervorhebung der Schwierigkeiten, die dem Verständnis der Tatsache entgegenstehen, dass die lipoidunlöslichen Farbstoffe in die Epithelzellen der Niere einzudringen vermögen.

Erschien schon Nussbaums Methodik der Nierenarterienunterbindung für manche der daraus gezogenen Schlüsse bedenklich, so muss, wie wir sahen, Gurwitschs Unterbindung der Nierenpfortader als ein Eingriff erscheinen, der auf ganz unzureichenden anatomischen Grundlagen ruht. Dass aber auch Nussbaums Versuche ungenügend kontrolliert waren, zeigte 1902 Beddard. Dieser Forscher fand, dass ausser den schon von Adami (1885) gefundenen arteriellen Anastomosen des Nierengewebes vom Gebiete der Geschlechtsorgane aus auch noch solche von der A. intestinalis vorhanden sind. Nur wenn alle diese Zuflussquellen verschlossen waren, konnte auf eine völlige Aufhebung der Zirkulation in den Glomerulis gerechnet werden; dann konnte aber auch Harnstoff keine Urinsekretion mehr hervorrufen. Die entgegengesetzten Resultate Nussbaums werden darauf zurück-

geführt, dass eben nicht alle Glomeruli ausser Funktion gesetzt waren. Da Beddard aber zugleich hervorhebt, dass in seinen Versuchen stets eine sichtbare Schädigung der Epithelzellen eintrat, so ergibt sich, dass die ganze Methodik zu zweifelhafte Resultate gibt, als dass bindende Schlüsse über die Nierenfunktion daraus gezogen werden könnten.

Von prinzipiell geringerem Interesse mögen der Vollständigkeit halber die Resultate einiger kleineren Mitteilungen französischer Autoren Platz finden.

Regaud und Policard finden im 2. Abschnitt der Reptilienniere die Stäbchen ersetzt durch regellos in der infranuclearen Zone angeordnete Granula; ausser diesen (?) enthält das Zellprotoplasma 3 Arten von Einschlüssen: 1. Chromatinreaktion gebende sog. Nebenkerne, 2. die lipoiden Körner, die teils mit Osmium Fettreaktion geben, teils sich als fettähnliche Körper ausweisen, 3. die Sekretionsgranula, nur in der supranucleären Zone gelegen, unbekannter chemischer Natur. Isolierte Nierenstückchen in Serum untersucht zeigen bei Neutralrotzusatz nur die Sekretionsgranula gefärbt. In den verschiedenen Kanälchen sind verschiedene Typen der Färbung aufzufinden, indem teils grosse Granula gefärbt sind, teils viel kleinere Formen die Farbe aufnehmen, endlich auch solche Kanälchen anzutreffen sind, in denen ein Teil der supranucleären Granula keine Farbe annimmt. Jeder dieser Zustände soll immer in der ganzen Länge eines Kanälchens ausgebildet sein, die Differenzen immer von Kanälchen zu Kanälchen bestehen. Die Autoren halten die verschiedenen angetroffenen Zustände für Stadien in der Umbildung der Granula und glauben, dass die so gesammelten Stoffe schliesslich durch Dialyse auf dem Wege durch den Bürstensaum in das Lumen ausgeschieden werden.

Auf die Unabhängigkeit der gewundenen Kanälchen von den Glomeruli schliessen Regaud und Policard aus der

Tatsache, dass bei einigen Schlangen ebenso wie beim Neunauge an den 2. Abschnitten Blindsäcke gefunden werden, die sich in nichts von den Kanälchen unterscheiden, mit denen sie zusammenhängen; auch die Neutralrotfärbung zeigen sie wie die Hauptkanälchen. Vermöge ihrer Lage kann man ihnen eine resorbierende Funktion nicht zusprechen, da sie gewissermassen aus dem Flüssigkeitsstrom, der vom Glomerulus herabfliesst, ausgeschaltet sind. Aus dem gleichen Grunde muss aber auch angenommen werden, dass die Blindsäcke und wahrscheinlich auch die Hauptkanälchen mit den festen Stoffen auch Wasser absondern.

Kristalle der harnsauren Salze findet Tribondeau stets nur im Lumen der abführenden Nierenkanälchen bei Schlangen, niemals in den Zellen der sezernierenden Abschnitte. Aus einer Beobachtung glaubt er schliessen zu sollen, dass Indigokarmin, das die Harnsäurekonkremente stark färbt, in den Endteilen der Kanälchen abgesondert wird.

Bei einem Exemplar von Zamenis viridiflavus wird Indigokarmin intravenös gegeben; nach $2^1/_2$ Stunden sind ausschliesslich die auf die gewundenen Kanälchen folgenden sog. intermediären Teile mit dem Farbstoff beladen, woraus geschlossen wird, dass der Farbstoff an dieser Stelle sezerniert wird.

Von Sauer, der sich unter Heidenhain sehr eingehend mit der Nierenhistologie beschäftigt hat, wurden noch einmal die Ausscheidungsverhältnisse der Harnsäure untersucht.

Sauer findet nach Einführung grösserer Mengen von Harnsäure in das Blut in den Lumina der Nierenkanälchen grössere und kleinere Niederschläge von Harnsäure; diese reichen in den gewundenen Kanälchen bis in die Epithelzellen hinein, wobei die Körnchen vom Lumen nach dem Zellinnern zu stets an Grösse abnehmen. Immer ist nur das Lumenende der Zellen mit solchen Körnchen beladen; Sauer zieht aus seinen Versuchen den Schluss, dass die Harnsäure in fester



Form durch die Tätigkeit der Epithelzellen ausgeschieden werde.

Zu ähnlichen Resultaten kamen 1905 Courmont und André, die ebenfalls in den Zellen mit Hilfe einer komplizierten Fällungsreaktion Harnsäureverbindungen nachweisen zu können glaubten; diese, sowie die Untersuchungen von Anten erlauben aber keine sicheren Schlüsse darüber, ob es sich auch wirklich um Harnsäure handelt (s. die kritische Besprechung bei Policard 1908).

Dieselbe Unsicherheit haftet einer Arbeit von Mayer und Stodel an, die die Ausscheidung kolloidalen Silbers zum Gegenstande hat. Die Forscher fanden nach intravenöser Eingabe von dieser Silberlösung zahlreiche Silberniederschläge in den Epithelien der gewundenen Kanälchen und der breiten Schleifenschenkel (?); diese hatten 48 Stunden nach der Injektion erheblich abgenommen. Sie lokalisieren die Niederschläge in Granula, die zwischen den Protoplasmafäden angeordnet sind.

Dem eigentlichen Farbstoffproblem begegnen wir wieder bei Höber. Höber und Königsberg knüpften an die Untersuchungen Gurwitschs an und untersuchten das Verhalten „vitaler“ und „nicht vitaler“ Farbstoffe zu den Nierenepithelien; dabei wird nur das Bild in Betracht gezogen, das bei Fröschen 20—24 Stunden nach Eingabe der Farbstoffe in den Rückenlymphsack erhalten wird. Von vitalen Farben werden Toluidinblau, Methylenblau, Neutralrot und Bismarckbraun in allen Abschnitten der Nierenkanälchen gefunden, am meisten aber in den zweiten, wobei Neutralrot und Bismarckbraun abgesehen von seiner tröpfchenartigen Anordnung in den Epithelzellen auch im Lumen in grösseren und kleineren Tropfen angetroffen wird. Die anderen Farbstoffe wurden nur im Innern der Zellen gefunden. An nicht vitalen Farben untersuchten die Autoren: Kongorot, wasserlösliches Anilinblau,

Biebricher Scharlach, Ponceau B, wasserlösliches Indulin und Nigrosin, Bordeaux R, Indigkarmin, Benzoazurin, Benzopurpurin 4 B und indigschwefelsaures Natron. Sie machen darauf aufmerksam, dass die Ausscheidung verschieden stark und verschieden schnell erfolgte; ausser Benzopurpurin, Benzoazurin und Indigkarmin sind alle Farbstoffe in den Epithelien der 2. und teilweise der 3. Abschnitte granulär abgelagert aufzufinden. Bei Bordeaux sind auch Tropfen im Lumen ausgeschieden. Es wird nun der Schluss gezogen, dass die Farbstoffe in Vacuolen ausgeschieden werden. Die Annahme Gurwitschs, dass die Nierenzelle über chemisch verschieden zusammengesetzte Vacuolen verfüge, in denen verschieden lösliche Stoffe konzentriert werden könnten, wird durch die Tatsache in Frage gestellt, dass bei Eingabe eines lipoidlöslichen und eines lipoidunlöslichen Farbstoffes beide in denselben Vacuolen angetroffen werden. Auch die andere Annahme Gurwitschs, den Nierenzellen fehle die allen übrigen Zellen zukommende lipoide Plasmahaut und dadurch sei die Aufnahme der sauren Farbstoffe zu erklären, wird von den Autoren nicht geteilt. Lässt man nämlich auf ein mit Vitalfarbe gefärbtes Nierenstückchen ein lipoidunlösliches Fällungsmittel einwirken, so wird ebenso wie beim Darm der Farbstoff an der Zelloberfläche gefällt, ein Beweis, dass das Fällungsmittel nicht eindringen kann. Worauf die Aufnahme der sauren Farben in die Nierenzellen beruht, ist völlig unklar.

Bei Versuchen an Kaninchen hatten die Autoren keine bestimmten Resultate.

Basler (1906) hat in seinen Untersuchungen eine Anzahl von Tatsachen beobachtet, die in Hinsicht auf spätere Forschungen von grösstem Interesse sind; leider waren seine Schlüsse, hauptsächlich wegen zu geringen Umfanges seines Materiales, nicht dauernd aufrecht zu erhalten. Mit Eisensalzen erhielt er ganz ähnliche Resultate wie Biberfeld (1904):

eine Berlinerblaufällung in der Umgebung der Harnkanälchen; er weist aber mit Recht die Schlussfolgerung Biberfelds zurück, dass diese Bilder irgendwie als beweisend für eine Ausscheidung des Eisens in den gewundenen Kanälchen anzusehen seien. Positiver fielen die Versuche mit indigschwefelsaurem Natron, Natronkarmin und Kongorot aus. Die Ausscheidung dieser Farbstoffe geschieht bei Fröschen viel langsamer als bei Kaninchen; während für indigschwefelsaures Natron dieselben Resultate wie sonst erzielt wurden, beobachtet Basler, dass im Anfang der Karminausscheidung der Urin schon früher gefärbt ist als auch nur spurweise eine Färbung in den Epithelzellen zu erkennen ist; er deutet diese Tatsache in der Weise, dass offenbar durch die Eiweissnatur des Karmins ein, wenn auch geringer, Durchtritt desselben durch die Glomeruli möglich sei. Bei Karmin und Kongo werden regelmässig die Glomeruli gefärbt, bei Indigo nur ausnahmsweise. Die Hauptausscheidung verlegt der Autor in die gewundenen Kanälchen.

Nach dem Vorgang von Ribbert macht Basler auch Versuche über die Resorption verschiedener Substanzen: Indigo wird, in den Ureter der linken Niere eingebracht, von der anderen Niere im Verlaufe einer Stunde nicht ausgeschieden, ein Beweis, dass er auch nicht von der Niere resorbiert wurde. Ferrocyannatrium wird bei der gleichen Versuchsanordnung in einer halben Stunde nachweisbar, ebenso Zucker. Diese beiden Substanzen können also sicher resorbiert werden.

Eine genauere Kenntnis der nach Karmininjektionen auftretenden Färbungserscheinungen übermittelte Schlecht (1907); hauptsächlich untersucht er den Zustand der Niere nach ausgiebiger Farbstoffzufuhr und findet den grössten Teil der gewundenen Kanälchen mit granulären Farbstoffeinlagerungen versehen, die er mit den früheren Autoren als Ausscheidungsstadium des Farbstoffes auffasst; auch darin teilt

er die zuerst von Heidenhain vertretene Auffassung der älteren Forscher, dass er glaubt, die Harnkanälchen beteiligten sich abwechselnd an der Ausscheidung. Diese Auffassungen erklären sich aus der Tatsache, dass dem Zustandekommen der Färbung kein Interesse zugewandt wurde. Die Untersuchungen Schlechts mit Karminausscheidung bei vorheriger Chromatschädigung der Nieren sind später von Suzuki ausführlich nachgeprüft und auf eine sicherere Basis gestellt worden.

Einen sehr bemerkenswerten Fortschritt in der Technik der Farbstoffuntersuchungen an den Nieren brachte eine Arbeit Brugnatellis, der an neugeborenen Katzen, Hunden und Ratten den in seiner Wirkung auf Trypanosomen von Nicolle und Mesnil, in seiner Verbreitung im Tierkörper von Bouffard (1906) studierten Benzidinfarbstoff Tolidinblau (Trypanblau) in seinem Verhalten zum Nierengewebe prüfte. Durch die Anwendung der Isolationsmethode (Fluorwasserstoffsäure) gelang es Brugnatelli, ausser Zweifel zu setzen, dass ausschliesslich die gewundenen Kanälchen sich mit dem Farbstoff beluden. Die Färbung soll sich in diesen der ganzen Länge nach gleichmässig ausdehnen, er fand auch, dass eine Anzahl Kanälchen keine Färbung zeigten, ein Befund, der an erwachsenem Material nicht bestätigt wurde und deshalb einer Nachprüfung bedarf. Trotzdem Brugnatelli im Lumen der Kanälchen keine Farbstoffgranula finden konnte, glaubt er, aus dem Farblosbleiben der Glomeruli auf die Ausscheidung des Farbstoffes in den gewundenen Kanälchen schliessen zu müssen. Er zeigte auch, dass beim Einlegen frischer Nierenschnitte in eine Trypanblaulösung nur diffuse Färbungen und Kernfärbungen zu erzielen sind, ein Zeichen, dass bei diesem sauren Farbstoff eine supravitale Färbung im Gegensatz zu den eigentlichen Vitalfarbstoffen basischen Charakters ganz andere Resultate ergibt als die Zufuhr in den lebenden Organismus.

Die Entdeckung der granulären Farbstoffablagerung in den

Nierenzellen in Zusammenhang mit der sehr lebhaft geförderten Kenntnis der mit anderen Methoden nachweisbaren granulären Strukturen in denselben Zellen musste natürlich sehr bald die Frage aufstellen, inwieweit diese beiden beobachteten Gebilde miteinander in Zusammenhang stehen. Heidenhain war noch so vorsichtig, die von ihm entdeckten Stäbchen der Nierenzellen mit der Farbstoffausscheidung nicht direkt in Verbindung zu setzen, obwohl gerade für ihn die Versuchung sehr nahe lag. Später, wie den granulären Strukturen der Zellen immer wichtigere Funktionen zugesprochen wurden, hat es nicht an Forschern gefehlt, die die Farbstoffausscheidung als eine Funktion der Stäbchen ansahen und die Ablagerung der Farbstoffe in die Stäbchen verlegten. Diesen Forschern gegenüber sind es besonders Autoren, die mehr an Kaltblütermaterial gearbeitet haben, bei denen die Stäbchen gegenüber anderen Granulis und Vacuolen mehr in den Hintergrund treten, die die Farbstoffe in besondere Granula oder Vacuolen lokalisieren (Gurwitsch, Höber, Regaud, Policard u. a.). Besonders scharf formuliert diese Verhältnisse Cesa Bianchi, der bei Albrecht arbeitete; er unterscheidet drei Zonen in der Zelle der gewundenen Kanälchen, die Stäbchenzone, die Zone der Liposome und den Bürstensaum. Nur in der Zone der Liposome färben sich Granula mit Neutralrot. Es muss hier aber auf die Äusserung Höbers (1905) hingewiesen werden, der in den gleichen Granulis lipoidlösliche und lipoidunlösliche Farbstoffe nachweisen konnte, woraus hervorgeht, dass diese Beziehungen, die Cesa Bianchi mit dem Namen Liposome ausdrückt, nicht massgebend sein können. Im übrigen hält er alle sonstigen granulären Strukturen, die nicht mit den Stäbchen oder den Liposomen identisch sind, für durch die Fixationsmittel hervorgerufene Kunstprodukte.

Ein neuer, wie sich später zeigen sollte, sehr fruchtbarer Weg wurde 1908 von Höber und Kempner beschritten;

die eigentümliche Tatsache, dass unter den lipoidunlöslichen sauren Farbstoffen in bezug auf ihr Verhalten zu den Nierenzellen die grössten Unterschiede vorkamen, veranlasste Höber, den Eigenschaften der Farbstoffe mehr Beachtung zu schenken, als dies bisher geschehen war. Schon seit einiger Zeit war bekannt, dass die Farbstoffe in ihren physikalischen Eigenschaften sehr bedeutende Unterschiede aufwiesen. Höber fand nun, dass gerade physikalische Eigenschaften für das Zustandekommen einer Färbung von grosser Bedeutung sind. Die neueren Forschungen der Kolloidchemie haben ja gezeigt, dass zwischen kristalloiden und kolloiden Stoffen kein prinzipieller Unterschied zu machen ist, sondern dass es nur Fragen des Lösungszustandes sind, ob ein und derselbe Stoff sich mehr kristalloid verhält oder mehr kolloide Eigenschaften aufweist. Ebenso lassen sich unter den bekannten Stoffen alle denkbaren Übergänge nachweisen, die als Semikolloide, hydrophile Kolloide, Suspensionskolloide bis zu den Suspensionen bekannt sind. Am anschaulichsten lassen sich diese Unterschiede klar machen, wenn man sich vorstellt, dass die Grösse der kleinsten Teilchen, die in dem Lösungsmittel enthalten sind, bei den verschiedenen Lösungen eine verschiedene ist; es wird demgemäss in einem Raumteil des Lösungsmittels von einem Stoff mit sehr kleinen Teilchen eine sehr feine Verteilung der Stoffteilchen stattfinden (molekulardisperser Stoff); umgekehrt werden grössere Stoffteilchen in dem gleichen Raumteil des Lösungsmittels in sehr viel gröberer Verteilung auftreten (grobdisperser Stoff, Suspension). Bringt man nun derartig verschiedene Stoffe in Lösung in einen sog. Dialysierschlauch und lässt sie gegen das reine Lösungsmittel dialysieren, so werden die kleinen Stoffteilchen sehr viel leichter durch die Wand des Schlauches hindurchtreten, als die groben, oder der molekulardisperse Stoff dialysiert leichter als der grobdisperse. Bei der Prüfung der Farbstoffe mit dieser Methode

ergibt sich, dass bei den Farbstoffen ebenso wie bei allen übrigen Stoffen die erwähnten Unterschiede im weitesten Masse zu finden sind. Diese Unterschiede ergeben sich auch bei anderen Untersuchungsmethoden, von denen ich nur die Fällung durch Elektrolyte und die Messung der Diffusionsgeschwindigkeit in Gelatinegel nennen will.

Höber und seine Schülerinnen Kempner und Chassin fanden nun, dass in die Nierenzellen des Frosches alle leicht diffusiblen Farbstoffe leicht einzudringen vermögen, während die hochkolloiden meist gar nicht in den Zellen gefunden werden; Höber schliesst daraus mit Recht, dass die Diffusibilität der Farbstoffe eine grosse Rolle spielt für ihr Vermögen, in die Nierenzellen einzudringen. Einzelbeobachtungen über vermeintliche im Lumen gefundene gefärbte Zellgranula und die Anlehnung an ältere Forschungen führen dazu, dass Höber und seine Schule der Ansicht einer granulären Ausscheidung der Farbstoffe anhängen.

Von ähnlicher Tragweite für die Erforschung des Nierenproblems waren, wenn auch nicht direkt, die Untersuchungen Goldmanns, der in einer Anzahl sorgfältiger Arbeiten eine sehr eingehende Schilderung der Wirkungen saurer Farbstoffe auf den Organismus gab. Bei der weiten Ausdehnung seiner Untersuchungen — Goldmann studierte die Färbungsphänomene in fast allen Organen und stellte eine grosse Reihe pathologischer Experimente an — kann es nicht wundernehmen, dass seine Resultate oftmals unvollständig waren; das trifft ganz besonders für die Nieren zu. Goldmann verwandte hauptsächlich Pyrrholblau und Trypanblau und kommt für die Niere zu folgenden Resultaten: Die Vitalfärbung beschränkt sich auf die Tubuli contorti, und zwar kann man zweierlei Arten unterscheiden: 1. solche Kanälchen, deren Plasma von Reihen gleich grosser und gleich intensiv gefärbter Granula durchsetzt ist, die gleichsam die Stäbchenstruktur vital darstellen, und

2. solche, die erfüllt sind mit Vacuolen, die klumpige, zusammengebackene Farbstoffpartikel enthalten; die Zellen dieser zweiten Art erscheinen verkümmert, ihr Rand nach der Lumenseite wie ausgefranst. Der Autor ist der Ansicht, „dass wir es mit Tubuli contorti 1. und 2. Ordnung zu tun haben, in denen die Ausscheidung des Farbstoffes in verschiedener Art vor sich geht“. Ausnahmsweise wurden in der Papillengegend Farbenbüschel gefunden, die ausserhalb der Sammelkanälchen lagen.

„Die Farbstoffspeicherung in der Niere ist für die einzelnen von mir angewandten Farbstoffe eine recht verschiedene und kann von ihrer Menge ganz unbeeinflusst sein. Ganz besonders trifft dieses für Pyrrholblau und Isanaminblau einerseits und Trypanblau andererseits zu. Schon bei einer einmaligen Injektion von 1 ccm einer 1%igen Lösung von Trypanblau kann das sezernierende Parenchym der Niere tiefblau erscheinen, während pyrrholblaue Tiere, die bis 10 ccm erhalten haben und hiervon in der üblichen Weise tiefblau gefärbt sind, zuweilen ganz farblose Nieren zeigen.“ Die Nierenfärbung ist nach der ersten Injektion meistens am stärksten, nach weiteren Injektionen nimmt sie nur noch ab. Nierenschädigungen wurden hierbei nicht beobachtet.

Unsere späteren Erörterungen werden zeigen, inwiefern diese zum Teil sehr eigentümlichen Befunde sich erklären lassen; nur unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Urinkonzentration lassen sich die wechselvollen Bilder bei der „Vitalfärbung der Nieren“ verstehen.

Die schönen Untersuchungen Goldmanns regten bald zu weiteren Forschungen auf diesem interessanten Gebiet der Vitalfärbung mit sauren Farbstoffen an. Schulemann, der in den letzten Jahren eine ganze Reihe bedeutender Arbeiten aus diesem Gebiet veröffentlicht hat, über deren Resultate auf physikalisch-chemischem Gebiet an anderer Stelle berichtet werden soll, spricht auch über die Befunde an der Froschniere

nach Trypanblaueinspritzung. Er bemerkt, dass die Frösche stets nur einen hellrötlichen Urin absondern, ohne dass er dieser interessanten Erscheinung weiter nachgeforscht hätte. In den 2. Abschnitten der Nierenkanälchen findet er teils regelmässig angeordnete dunkelblaue Granula, teils blass grünlich-blaue, untermischt mit gelben Pigmentkörnchen. Schulemann meint, dass der Farbstoff an dieser Stelle ausgeschieden werde.

Zu gleicher Zeit veröffentlicht Gross Versuche, die mit Hilfe der vitalen Trypanblaufärbung in die Zellfunktion künstlich geschädigter Nieren Licht bringen sollen. Da eine eingehende Untersuchung des Verlaufes der Nierenfärbung mit Trypanblau noch nicht gemacht war und auch Gross eine solche unterliess, so konnte es nicht ausbleiben, dass der Autor eine ganze Reihe von falschen Voraussetzungen machte. Eine Kritik seiner Anschauungen über den Modus der Farbstoffausscheidung im einzelnen soll später eingehend gegeben werden. Gross beobachtet, dass der Urin von Kaninchen nach der Farbeinspritzung nicht blau, sondern intensiv rot gefärbt ist; er bestimmt die rote Farbe als ein Oxydationsprodukt des Trypanblau. Der blaue Farbstoff selbst soll nur an Körnchen gebunden im Urin nachweisbar sein. Bestimmte histologische Befunde im Verein mit diesen eigentümlichen Befunden im Urin führen Gross zu der Meinung, dass der Farbstoff in den gewundenen Kanälchen in körniger Form ausgeschieden werde, dass aber ein Teil desselben in den breiten Schleifenschenkeln zu dem roten Farbstoff oxydiert werde und an derselben Stelle die Niere verlasse. Die eigentümliche Rotfärbung des Urins fand ihre Erklärung in der Tatsache, dass dem Farbstoff normalerweise beträchtliche Mengen eines roten Farbstoffes beigemengt sind, der nur auf Grund besonderer Eigenschaften früher aus dem Organismus entfernt wird (v. Möllendorff, 1913). Der Ansicht, dass der Farbstoff in körniger Form sezerniert werde, wurde sehr bald der Boden

entzogen durch die Arbeit Suzukis über die Karminausscheidung.

An dieser Stelle genügt es, wenn ich die von diesem Forscher, der unter der Anleitung von Aschoff arbeitete, am Schlusse des physiologischen Teiles seiner Arbeit zusammengefassten Resultate über den Vorgang der Karminausscheidung bei Säugetieren mitteile:

„1. Die Ausscheidung der Farbstoffe mit dem Harn erfolgt, ehe eine irgendwie nennenswerte Färbung der granulären Strukturen in den Hauptstücken festzustellen ist.

2. Während dieser frühzeitigen Ausscheidungsperiode lassen sich in den fixierten Organen reichliche feingranulierte Karmincylinder in den Nieren nachweisen.

3. Die Bildung dieser Cylinder erfolgt so gut wie ausschliesslich in den sog. Resorptionsabschnitten der Kanälchensysteme.

4. Die Bildung dieser granulierten Massen ist nicht auf eine sekretorische Ausscheidung karmingefärbter echter Granula seitens der Epithelien der Hauptstücke zurückzuführen, da hier, wenn überhaupt, nur bei stärkerer Karminzufuhr Abscheidung des Karmins in körnig fester Form beobachtet wird, während die eigentlichen Zellgranula ganz schwach oder noch gar nicht gefärbt sind.

5. Bei der Abscheidung korpuskulären Karmins handelt es sich um Niederschlagsbildungen in den Grenzgebieten des Bürstensaumes, die sich an einem sonst in gelöster Form abgeschiedenen Farbstoff vollziehen.

6. Auch die Ausscheidung des gelösten Farbstoffes findet nur zum Teil in den Epithelien der Hauptstücke statt, da sie sonst zur Zeit der Cylinderbildung schon stärkere Granulafärbung aufweisen müssten. Vielmehr ist eine weitere Quelle der Ausscheidung in den Glomeruli zu suchen, deren Kapselraum bei allzu starker Karminzufuhr und bei zunehmender Ver-

stopfung der distalen Kanälchenabschnitte ebenfalls Karminniederschläge aufweisen kann.

7. Nach diesen Versuchen muss das Nierensystem in drei Abschnitte zerlegt werden, in den Glomerulusfilterapparat, durch welchen die Ausscheidung der Harnflüssigkeit und des in ihr gelösten Farbstoffes erfolgt, in den sekretorischen Kanälchenabschnitt, durch welchen gleichfalls eine Ausscheidung gelösten Farbstoffes vor sich geht, und den Resorptionsabschnitt, in welchem keine Ausscheidung des Farbstoffes seitens der Epithelien mehr beobachtet werden kann, in welchem vielmehr eine nur auf Eindickung zurückzuführende hyalinkörnige Cylinderbildung sichtbar wird.

8. Von der Ausscheidung des gelösten Farbstoffes, die sich relativ schnell vollzieht, ist die allmählich erfolgende Speicherung in den echten Granula scharf zu trennen. Die Karmin speichernden Granula haben mit der Sekretion des Farbstoffes nichts zu tun."

Ich hatte meine Beobachtungen über die Vorgänge bei der Trypanblauausscheidung schon fast abgeschlossen, als mir diese Arbeit Suzukis zu Gesicht kam; ich hatte zum Teil mit anderen Untersuchungsmethoden fast dieselben Anschauungen gewonnen, wie sie Suzuki äussert; die überraschende Ähnlichkeit der Befunde liess erwarten, dass auch andere Farbstoffe sich ähnlich verhielten. Genaue, nach denselben Prinzipien angestellte Versuche mit einer grösseren Reihe von lipoidunlöslichen Farbstoffen ergaben überraschend einleuchtende Resultate bezüglich der Ausscheidbarkeit der verschiedenen Farbstoffe sowohl, wie für das Verständnis der eigentümlichen Farbstoffspeicherung und der Art der Nierenarbeit überhaupt. Auch zu der Theorie der Vitalfärbung mit sauren Farbstoffen hoffe ich durch diese Versuche einige interessante Beiträge zu liefern.

# II. Eigene Untersuchungen.

## a) Methodik der Untersuchungen.

Schon seit längerer Zeit mit Untersuchungen über die Verteilung lipoidunlöslicher Farbstoffe beschäftigt, fesselte die Ablagerung von Trypanblau in der Niere meine Aufmerksamkeit besonders deshalb, weil zu Zeiten starker Farbstoffausscheidung im Urin die zugehörigen Nieren nur geringe oder gar keine Färbung aufwiesen; umgekehrt waren die stärksten Nierenfärbungen bei Tieren zu finden, deren Urin längst nicht mehr so hohen Farbstoffgehalt aufwies, wie in den Anfangsstadien des Versuches. Daraus ergab sich die Forderung, an einer grösseren Anzahl von Versuchstieren ein Urteil zu gewinnen über den Verlauf der Urinausscheidung, zweitens den Grad der Nierenfärbung an einer grösseren Anzahl von Tieren, die nach verschieden langer Versuchsdauer getötet wurden, zu bestimmen.

Zur Bestimmung der Ausscheidungsverhältnisse musste ich mich, da meine Versuche ausschliesslich an weissen Mäusen angestellt wurden, darauf beschränken, die Konzentrationswerte des Urins in bezug auf den eingespritzten Farbstoff zu beobachten. Die Bestimmung der Urinmengen erschien bei der Kleinheit der Versuchstiere aussichtslos. Die Farbstoffkonzentration wurde kolorimetrisch bestimmt. Ich stellte mir z. B. von der verwandten einprozentigen Trypanblaulösung eine Konzentrationsskala her, indem ich entsprechend verdünnte Lösungen auf Filtrierpapier auftropfte. Wurde nun in verschiedenen Zeitabständen der Urin der Versuchstiere gleichfalls auf Filtrierpapier aufgetropft, so konnte sehr gut angenähert die Urinkonzentration in bezug auf Farbstoff bestimmt werden. Auf diese Weise wurde im Anfang der Versuche alle

10 Minuten die Konzentration beobachtet, was meistens sehr gut gelingt, da zu der Untersuchung jedesmal nur ein Tropfen Urin erforderlich ist. Die so gewonnenen Konzentrationswerte wurden für jedes Tier in einer Kurve vereinigt, in der die Ordinate die Zeiten, die Abscisse die Konzentrationswerte anzeigt. Die Konzentrationswerte beziehen sich auf die eingespritzte Lösung, so dass $^1/_1$ der Originalkonzentration, $^1/_2$ der halben Konzentration usw. entspricht. Sehr nötig wäre es nun allerdings, bei grösseren Versuchstieren auch quantitativ die ausgeschiedenen Farbstoffmengen zu verfolgen und ferner auch den Prozentgehalt des Urins an anderen Stoffen (Harnstoff, Salzen usw.) zur Zeit der Farbstoffausscheidung zu bestimmen. Erst dann wird es möglich sein, ganz einwandfrei über die eigentümlichen Beziehungen zu urteilen, die der Farbstoff bei seinem Transport durch die Nierenzellen mit diesen eingeht.

Der Farbstoff wurde stets subkutan angewandt, um die Nierenzellen nicht plötzlich mit grösseren Mengen des Fremdstoffes zu überschwemmen. Allerdings wurde dadurch die Beurteilung einer anderen wichtigen Grösse erschwert: der Farbstoffkonzentration im Blute. Eine angenäherte Bestimmung derselben gestattete das Schnittbild, wie unten näher ausgeführt werden soll.

Die Versuchstiere wurden während des Versuches zumeist mit Hafer und etwas Wasser gehalten. Die Tötung geschah durch Chloroform. Zur Konservierung bewährte sich aufs beste nicht nur für Trypanblau, sondern auch für die meisten anderen angewandten Farbstoffe, das von Goldmann zu diesem Zwecke empfohlene Formalin. Es wurde 10%ig (Formalin 1 Teil und Aq. dest. 3 Teile) verwandt und die Versuchstiere nach breiter Eröffnung des Abdomens und des Thorax in toto eingelegt.

Nachdem die hervorragende Verwendbarkeit der Isolationsmethode für meine Zwecke erkannt war, wurde regel-

mässig vor der Konservierung eine Niere dem Tier entnommen und zur Hälfte in konzentrierter Salzsäure vom spez. Gew. 1,24 gelegt. Trypanblau wird nur in geringem Masse von der Salzsäure extrahiert, und es konnten so nach 2—$2^1/_2$ stündigem Verweilen in der HCl Präparate erhalten werden, die in bequemster Weise über die Anordnung des Farbstoffes in den Nierenkanälchen Aufschluss gaben. Mit einiger Übung gelingt es nicht allzu schwer, unter vielen Bruchstücken von Harnkanälchen auch ganze Tubuli contorti vom Glomerulus bis an den Übergang in die Henlesche Schleife zu erhalten. Die Ausdehnung der Färbung wurde in einer grösseren Anzahl von Versuchen gemessen, so dass exakte Vergleiche zwischen den verschiedenen Versuchen möglich waren.

Von den anderen untersuchten Farbstoffen (s. u.) eigneten sich noch Pyrrholblau, Bayrisch Blau und Trypanrot zur Untersuchung mittels der Isolationsmethode.

Selbstverständlich wurde bei den Isolationsversuchen stets auch auf einen etwaigen Farbstoffgehalt anderer Teile des Nierensystems geachtet. In einer Anzahl von Versuchen wurde insbesondere Wert gelegt auf die Bestimmung des Verhältnisses vom gefärbten Teil des gewundenen Kanälchens zu dessen Gesamtlänge und dieses Verhältnis in Prozentzahlen umgerechnet. Die Notwendigkeit dieser Umrechnung ergab sich aus der Tatsache, dass die gewundenen Kanälchen sehr verschieden lang sind, was leider anfänglich nicht beachtet wurde. Da die Isolationspräparate nach längerer oder kürzerer Zeit abblassen, wurden von besonders instruktiven Präparaten Autochromplatten angefertigt. Wenn irgend möglich, schloss sich die Aufnahme unmittelbar an die Herstellung des Präparates an. Die Aufnahmen sind mit Leitz. Apochr. 16 mm, Co. Oc. 4 bei Gaslicht aufgenommen, unter Verwendung eines v. Hügelschen Farbfilters.

Zur Weiterverarbeitung der mit Formalin konservierten

Niere bediente ich mich ausschliesslich der Gefriermethode. Zu diesem Zwecke liess ich das Formalin 48 Stunden (oder länger) einwirken. Im Gegensatz zu anderen Autoren muss ich hervorheben, dass die Paraffineinbettung, man mag sie so vorsichtig anwenden wie man will, nach Formolfixation stets ein stark verändertes Bild des Gewebes erzeugt. Andererseits gelingt es sehr wohl, Gefrierschnitte von 7,5 μ anzufertigen; dünnere Schnitte sind zu diesen Untersuchungen keinesfalls erforderlich. Die Präparate wurden nachträglich mit Alaunkarmin nachgefärbt und durch Alkohol und Karbolxylol in Kanadabalsam gebracht; solche Präparate lassen dann erkennen, dass unter diesen Umständen die Formolfixation ausgezeichnete Resultate ergibt. Man erkennt z. B. sehr deutlich die Stäbchenstruktur; auch der Bürstensaum ist oft sehr deutlich. Ein Versuch, auf so fixierte Gefrierschnitte die Eisenhämatoxylinfärbung anzuwenden, ergab zwar ein wenig befriedigendes Resultat, liess aber deutlich erkennen, dass Stäbchen sowohl wie Bürstensaum ganz ausgezeichnet erhalten waren.

Da sich nun das Bedürfnis herausstellte, einen genaueren Einblick in das Zellgefüge und etwaige Veränderungen desselben zu bekommen, wurde stets auch ein Teil einer Niere nach der Altmannschen Methode fixiert. Diese Methode hat unter den Granulamethoden den Vorteil der relativ bequemen Handhabung und leidlicher Sicherheit. Dies ist aber bei Untersuchungen, wie der vorliegenden, unbedingt erforderlich. Die Altmannsche Methode ergibt zudem bei richtiger Anwendung in der grossen Mehrzahl der Fälle ausgezeichnete Resultate, und man lernt sehr bald Fixationsfehler, wie sie besonders bei zu grossen Organstücken in der Mitte der Blöcke vorkommen, als solche erkennen.

Sehr empfehlen möchte ich die von mir nach vielfachen Versuchen schliesslich stets angewandte Jordansche Cello-

idinparaffineinbettungsmethode. Kleine Organstücke brauchen in jeder der vier Celloidinlösungen nur je 4—5 Stunden zu verweilen, so dass bei grosser Eile auch mit dieser Methode die Einbettung in 4 Tagen bewerkstelligt werden kann. Neben der grösstmöglichen Schonung der histologischen Struktur hat man den Vorteil, dass die Schnitte, mit Eiweiss und Wasser aufgeklebt, bei der Färbung sehr gut haften bleiben, während bekanntlich Paraffinschnitte bei Altmannscher Färbung sehr dazu neigen, sich abzuheben; man bekommt dann leicht gerissene und feinwellige Präparate. Dieser Nachteil wird bei der oben empfohlenen Einbettungsmethode sehr selten beobachtet.

Die eigentümliche und gesetzmässig erscheinende Färbung, die in regelmässiger Weise bei der Trypanblauausscheidung in der Niere eintrat, liess es aussichtsvoll erscheinen, auch andere Farbstoffe zur Untersuchung heranzuziehen. Hierzu verwandte ich zunächst wahllos Farben aus unserem Institutsvorrat, so Nigrosin, Indulin, Wasserblau u. a. Die Resultate waren wechselnd; und doch ergab sich in der Anordnung der Färbung stets der gleiche Typus. Bestimmte unten zu besprechende Beobachtungen führten mich zu der Vorstellung, dass die Diffusibilität, die für das Eindringen von Farbstoffen in die Nierenzellen von Höber und seinen Schülern als wichtig erkannt war, für die Ausscheidbarkeit sowohl wie für die Effekte der eintretenden Färbung in den Nierenzellen von Bedeutung sein könne. Deshalb wurden von da ab alle verwandten Farbstoffe dem Dialysierversuch unterworfen. Ich benutzte hierzu die von Abderhalden geprüften Dialysierschläuche der Firma Rud. Schoeps (Halle), die allerdings nicht stets gleichmässige Resultate ergaben, weshalb es sich empfiehlt, stets die Versuche mehrfach anzusetzen. Bei dem Versuch wurde jedesmal auf die Zeit geachtet, nach deren Verlauf eine Färbung zuerst erkennbar war. Vor allem aber schien mir der

sich im Verlaufe von 6—8 Tagen einstellende Endzustand von Wichtigkeit. Um diesen zu bestimmen, wurde das Verhältnis von Innenflüssigkeit (Farbstofflösung) zu Aussenflüssigkeit (destilliertes Wasser) regelmässig 1:50 genommen. Der im Verlaufe von 6 Tagen eingetretene Endzustand wurde für die Aussenflüssigkeit kolorimetrisch bestimmt. Danach konnte eine fortlaufende Reihe von Farbstoffen verschiedener Diffusibilität aufgestellt werden. Die Geschwindigkeit, mit der ein Farbstoff durch den Schlauch tritt, schien dem späteren Endzustand insofern zu entsprechen, als stark diffusible Farbstoffe sowohl schneller als auch in grösserer Menge durch den Schlauch passieren als weniger diffusible.

In bezug auf die Ausscheidbarkeit der verschiedenen Farbstoffe konnten so sehr gute Vergleiche erzielt werden. Will man aber auch den Effekt der eingetretenen Farbstoffablagerung in der Niere bei den verschiedenen Farbstoffen einem Vergleich unterziehen, so ergeben sich fast unüberwindliche Schwierigkeiten. Die eine Möglichkeit wäre die, dass man von allen Farbstoffen äquimolekulare Lösungen zur Anwendung brächte; dabei tritt aber die Schwierigkeit ein, dass diese Lösungen in ihrer Färbekraft ausserordentlich verschieden sind, so dass, trotz gleicher Mengen gespeicherten Farbstoffes, in einem Falle eine sehr intensive, im anderen Falle eine kaum erkennbare Färbung eintreten kann. Es könnte so z. B. bei einem Farbstoff mikroskopisch gar keine sichtbare Färbung eintreten, nur weil sein Molekül eine geringe Färbekraft besitzt.

Ich habe deshalb den anderen Weg eingeschlagen und habe, soweit dies innerhalb beträchtlicher Fehlergrenzen möglich war, Lösungen von gleicher kolorimetrischer Konzentration hergestellt. So entsprach z. B. eine 1%ige Trypanblaulösung einer 2%igen Lösung von Bayrisch Blau in der Färbungsdichte; und die Farbstoffe wurden in den Versuchen in der entsprechenden Konzentration verwandt. Ich habe aber auch auf diesem

Wege keine völlig befriedigenden Resultate erzielt, da nun natürlich die umgekehrte Schwierigkeit besteht; annähernd gleiche Färbungseffekte sind von verschieden grossen Mengen von Farbstoffmolekülen bedingt. Nimmt man nun noch hinzu, dass über die Wirkungsweise der Moleküle, ob sie einzeln oder in Gruppen zusammen beim Durchtritt fungieren, nichts auszusagen ist, dass ferner keine exakten Bestimmungen der Farbstoffkonzentrationen in den Granulis ausgeführt werden können, so könnte das Unterfangen, überhaupt Vergleichsresultate erzielen zu wollen, abenteuerlich erscheinen. Ich hoffe jedoch, dass aus meinen Untersuchungen wenigstens ein Anhaltspunkt für diese schwierigen und verwickelten Verhältnisse gewonnen wird.

Da, wie aus den vorhergehenden Ausführungen wohl hervorgeht, die Untersuchung für jeden Farbstoff mit grossen Umständen verknüpft war, musste ich mich auf eine mässige Anzahl von Farbstoffen beschränken. Nachfolgende Liste umfasst sämtliche von mir geprüften Farbstoffe. Nachdem der Gang der mit der Farbstoffausscheidung verknüpften Erscheinungen für Trypanblau genau erkannt war, genügte für die Beurteilung der übrigen Farbstoffe eine geringere Anzahl von Tieren. In der Liste sind die Zahlen der untersuchten Tiere mit aufgeführt.

| | Tiere |
|---|---|
| Trypanblau | 65 |
| Nigrosin | 10 |
| Indulin | 3 |
| Patentblau V | 3 |
| Indigschwefelsaures Natron | 8 |
| Lichtgrün S. F. | 4 |
| Wasserblau | 9 |
| Kongobraun | 1 |
| Bayrisch Blau | 11 |

| | Tiere |
|---|---|
| Lithionkarmin | 9 |
| Natronkarmin | 6 |
| Trypanrot | 3 |
| Diamingrün B | 3 |
| Azoblau | 1 |
| Alkaliblau 3 B | 1 |
| Pyrrholblau | 28 |
| Palatinschwarz B | 3 |
| Palatinschwarz | 1 |

Im folgenden gebe ich zunächst in Form von Protokollen Bericht über die Einzelheiten der Untersuchungen. Die Protokolle sind aus den vielen Versuchen ausgewählt, um Wiederholungen zu vermeiden. Für die Farbstoffe, bei denen die histologische Untersuchung der Nieren keine positiven Ergebnisse förderte, wurden besondere Protokolle nicht beigegeben. Über sie findet sich alles Nötige im Text.

## b) Experimente.

### 1. Versuche mit Patentblau V.

Der Farbstoff wird in 4%iger Lösung verwandt.

Dialysierversuch. Schon nach 5 Minuten ist eine sichtbare Dialyse im Gange, die beständig zunimmt. Nach 48 Stunden ist schon eine starke Konzentration der Aussenflüssigkeit eingetreten, die sich im weiteren Verlaufe nicht mehr ändert. Die Verdünnung der Aussenflüssigkeit beträgt 1:80 der Originallösung. Es handelt sich also um einen fast vollkommen dialysabelen Farbstoff.

Verteilung und allgemeine Beziehungen des Farbstoffes zu den Körpergeweben.

Das Blut nimmt den Farbstoff in sehr starker Konzentration aus dem subkutanen Depot auf: Das Tier färbt sich fast

momentan tiefblau. Diese starke Färbung nimmt im Verlauf der nächsten Stunde noch zu, hält dann bis nach 3 Stunden etwa an, um dann wieder sehr rasch abzunehmen.

Das Körperbindegewebe, auch die Leberzellen sind zur Zeit, wo schon äusserlich das Tier tiefblau gefärbt ist, diffus blau durchtränkt. Speicherungsgranula von tieferer Färbung, als dieser diffusen Färbung entspricht, sind nicht aufzufinden.

### Die Ausscheidung im Urin.

Die Farbstoffkonzentration des Urins geht mit dem Gesamtfärbungsverlauf am ganzen Tiere parallel. Nach sehr steilem Anstieg (s. Kurve Abb. 1) erreicht der Urin schon nach 20 Mi-

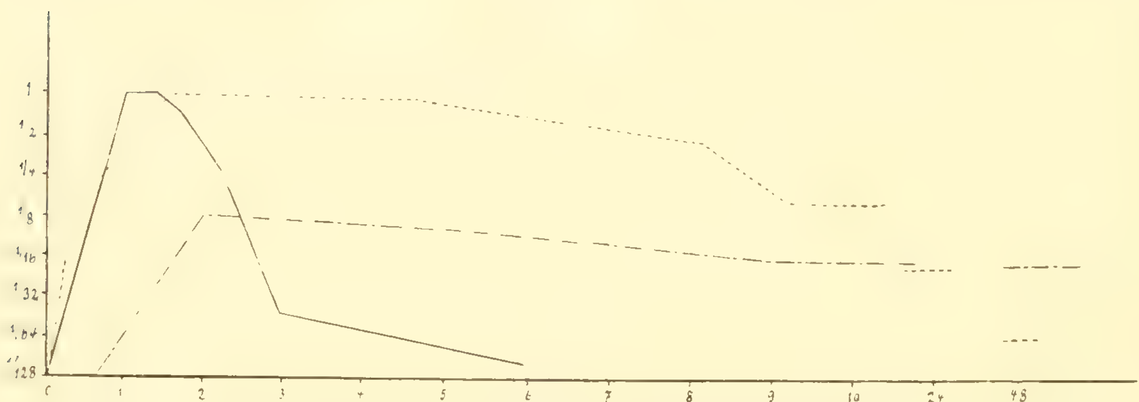


**Abb. 1. Konzentrationskurve des Urins für Patentblau V (——), Wasserblau (·····) und Trypanblau (—•—•—).**

nuten die Maximalkonzentration. Diese kann je nach der Menge injizierten Farbstoffes entweder 1:2 der Originallösung betragen oder auch ihre Konzentration erreichen. Nach der Menge injizierten Farbstoffes richtet sich auch die Dauer der Ausscheidung so hoch konzentrierten Urins. Bei Einspritzung von 1 ccm Farbstofflösung senkt sich die Kurve schon nach 2 Stunden, wird etwas mehr (1,2 ccm) injiziert, hält sich die Kurve länger (bis zu ca. $2^1/_2$ Stunden) auf dem hohen Niveau. Der Abfall der Konzentrationskurve ist in allen Fällen sehr steil. Nach 4 Stunden war in einem Versuch nur mehr Farb-

stoff in $^1/_{80}$ Verdünnung im Urin enthalten. Während der Ausscheidung hoch konzentrierten Urins besteht eine starke Vermehrung der Harnmenge.

## Färbung in der Niere.

Versuch von $1^3/_4$ Stunden Dauer, Injektion von 1,5 ccm Farbstofflösung, Tötung auf der Höhe der Ausscheidung; das Tier war etwas matt.

Die Nieren sind von aussen und auf dem Schnitt ziemlich stark blau, aber nicht mehr als andere Organe. Trotzdem Patentblau zu sehr schneller Diffusion neigt, glaube ich aus dem mit grösster Schnelligkeit hergestellten frischen Präparat schliessen zu dürfen, dass die hier erkennbare diffuse Zelldurchtränkung dem lebenden Zustande der Farbstoffverteilung entspricht und nicht durch nachträgliche Diffusion entstanden ist. Das zeigt auch die Anordnung der diffusen Färbung. Die Mark- und Pyramidenkanälchen sind erheblich dunkler gefärbt als die Rinde, in der Rindenregion wieder zeichnen sich die Markstrahlen vor den gewundenen Kanälchen durch etwas stärkere Färbung aus. Die Glomeruli sind nicht wesentlich gefärbt. Ausfällungen von Farbstoff fehlen vollkommen, von Cylinderbildungen ist nichts zu erkennen.

Dicker Gefrierschnitt (nach Formolfixation). Auffallend ist die Weite der Kanallumina, die teilweise auch die Hauptstücke betrifft. Diese sind diffus mit Farbstoff durchtränkt, ebenso die Sammelröhren, während die intermediäre Zone heller erscheint. Die diffuse Färbung betrifft die ganze Wandung, ohne dass etwa Kernfärbung eingetreten wäre, eine solche findet sich nur in Zellen, die aus dem Epithelverband ausgestossen, verstreut in den verschiedensten Kanälchenabschnitten angetroffen werden. Stark blau sind endlich die Wandungen der grösseren Arterien. Was von diesen Färbungsphänomenen auf vitaler Imbibition beruht, ist nicht ganz sicher zu

entscheiden, bei der grossen Diffusibilität des Farbstoffes. Irgendwelche Anzeichen einer granulären Speicherung sind nicht zu entdecken.

Dünner Gefrierschnitt (Nachfärbung mit Alaunkarmin). Die diffuse Durchtränkung der Kanälchenepithelien ist gut zu erkennen. In einzelnen Kanallumina, auch in der Glomeruluskapsel liegt zuweilen ein hellblauer gleichmässig homogener Inhalt. Die abgestossenen Zellen gehören zum grossen Teil dem Gebiet der Sammelröhren und -Schleifen an, wo man ihr Zugrundegehen in allen Übergangsstadien erkennen kann. Der stärkeren Protoplasmaimbibition folgt eine Kernfärbung, wobei entweder die Kerne noch nachträglich Alaunkarmin annehmen oder sogar so stark mit blauem Farbstoff durchtränkt sind, dass eine Alaunkarminfärbung nicht mehr sichtbar wird. Letztere sind dann schon aus dem Epithelverband ausgestossen. Die Tubuli contorti (vorwiegend mittlere Gebiete) sind auffallend weit und haben entsprechend abgeplattete Zellen, an denen ein Bürstensaum nicht zu erkennen ist.

Versuch von 3 stündiger Dauer, Injektion von 1,2 ccm Farbstofflösung, Tötung etwa $^3/_4$ Stunde nach dem Absinken der Konzentrationskurve, Konzentration zur Zeit des Versuchsendes 1 : 35. Das Befinden des Tieres ist gut.

Von den grossen Farbstoffmengen, die in kurzer Zeit die Niere durchströmt haben, sind kaum erkennbare Spuren in der Niere zurückgeblieben, und die Nieren sind von aussen leicht graublau verfärbt; die Färbung gehört der Rinde an. Das Mark ist vollkommen ungefärbt. Im frischen Gefrierschnitt (60 μ) liessen sich keine Farbstoffgranula entdecken, obwohl der diffus hellblaue Schimmer in den Rindenteilen für eine geringe, nur im Schnitt in der relativ dünnen Schicht nicht erkennbare Farbstoffspeicherung spricht.

Gefrierschnitte (nach Formolfixation). Die Erweiterung der Hauptstücke ist nicht erheblich. Immerhin ist ein Teil mit deutlichem Lumen versehen. Der Bürstensaum ist unscharf begrenzt. Nirgends sind gefärbte Granula aufzufinden, auch keine Lücken, in denen etwa solche gelegen haben könnten. Die Stäbchenstruktur ist in allen Zellen sehr deutlich.

$6^1/_2$ stündiger Versuch, Injektion von 1 ccm der Farbstofflösung, Tötung etwa 4 Stunden nach dem Absinken der Konzentrationskurve. Konzentration bei Beendigung des Versuches $^1/_{80}$, Befinden des Tieres gut.

Sektion. Die Injektionsstelle enthält nur mehr sehr wenig Farbstoff, die gesamten Körpergewebe haben nur noch einen hellen Farbenschimmer. Eine Ausnahme bilden Teile des Dünndarmes, in deren Inhalt sich sehr viel Farbstoff befindet. Die Niere ist völlig farblos.

Dicker Gefrierschnitt. Kein Teil des Kanalsystems enthält auch nur spurweise Farbstoff. Das Blut hat seine normale Farbe.

Dünner Gefrierschnitt (Nachfärbung mit Alaunkarmin). Die Zellstruktur erscheint vorzüglich erhalten, besonders der Stäbchensaum ist an allen Hauptstücken ausgezeichnet zu erkennen. Das Lumen ist meist geschlossen. Nirgends ist Farbstoff aufzufinden. Es ergibt sich also, dass nur im 3 stündigen Versuch eine Andeutung von Speicherung in der Hellblaufärbung der Rinde zu finden ist; diese Speicherung ist aber jedenfalls so minimal, dass sie in einzelnen Granulis nicht zu erkennen ist. Auf eine Speicherung muss aber die in dem erwähnten Versuche makroskopisch sichtbare Rindenfärbung wohl deshalb bezogen werden, weil auch bei anderen Farbstoffen nur im Falle einer Speicherung eine isolierte Färbung des Labyrinthes anzutreffen ist.

Farbstofftransport und Zellstruktur der Nierenzellen.

Nur auf der Höhe der Ausscheidung zeigt das Altmannpräparat erweiterte Hauptstücke. Insbesondere betrifft das die mittleren und distalen Partien derselben. Im 3stündigen Versuch war das Lumen der Hauptstücke allenthalben geschlossen.

Die Stäbchenstruktur zeigt keine Veränderung in ihrer Anordnung. In den erweiterten Teilen der Harnkanälchen ist der Bürstensaum ausgezeichnet erhalten. Dem Lumen zugekehrt liegt im 3stündigen Versuch eine geringe Anzahl fuchsingefärbter Granula, auch einzelne geschwärzte Körperchen. Doch finden sich derartige Bildungen auch sonst öfters in den Hauptstückzellen.

An den Glomeruli ist ebenfalls keine Veränderung zu ererkennen.

Ergebnis der Versuche mit Patentblau V.

Patentblau V ist ein sehr stark, fast vollkommen dialysierender Farbstoff, stellt also ein sehr gutes Parallelbeispiel zu dem indigschwefelsauren Natron dar (s. d.); nur hat es den Vorteil vor diesem, dass es vom Tierkörper offenbar nicht verändert wird; auch scheint es nicht in dem Masse giftig zu wirken wie indigschwefelsaures Natron, wennschon M. 205 zeigt, dass, in zu grossen Mengen (1,5 ccm 4%ige Lösung) eingespritzt, auch dieser Farbstoff eine schwere Schädigung des Tieres hervorrufen kann. Die Schnelligkeit der Farbstoffelimination ist frappant, ebenso das rasche Ansteigen der Färbung des Tieres, die parallel mit der Farbstoffelimination ebenso schnell zurückgeht. In den drei Versuchen wurde in drei charakteristischen Etappen untersucht: Auf dem Höhepunkt der Ausscheidung, kurz nach dem ersten Absinken der Urinkonzentration und schliesslich nach fast beendeter Farb-

stoffausscheidung: in keinem Falle eine sichtbare Speicherung, in den starken Ausscheidungsphasen eine diffuse Zelldurchtränkung.

## 2. Versuche mit indigschwefelsaurem Natron.

Konstitution. Indigschwefelsaures Natron ist das Natronsalz der Indigblaudisulfosäure. Meist ist das verwandte Produkt untermischt mit einigen anderen Salzen (s. Heidenhain 1879).

Indigschwefelsaures Natron ist nicht lipoidlöslich.

Dialysierversuch. In kurzer Zeit dialysiert aus dem Schlauche der unveränderte Farbstoff und breitet sich im Wasser in starker Konzentration aus. Die Endkonzentration der Innenflüssigkeit beträgt $^{1}/_{125}$ der Originallösung. Dementsprechend ist die Innenflüssigkeit im Vergleich zur Anfangskonzentration stark verdünnt.

### Allgemeine Angaben über den Transport des Farbstoffes.

Sehr schnell nach der Injektion einer 1%igen Farbstofflösung ist die Urinmenge sehr stark vermehrt. Fast augenblicklich erscheint auch der Farbstoff im Urin, wo seine Konzentration schon im Verlaufe der ersten Stunde maximale Werte annimmt (s. Abb. 2). Die Konzentration steigert sich über die der eingespritzten Lösung hinaus. Das Sediment ist reich an ausgefällten Farbstoffmengen, die teilweise in kristallinischer Nadelform auftreten und zu cylindrischen Gebilden zusammengefasst sind. Für den weiteren Verlauf der Konzentrationskurve ist das Schwanken zwischen höheren und niederen Werten charakteristisch. Der Farbstoff ist ziemlich regelmässig nach 5—7 Stunden völlig entfernt. Die Konzentration des Urins ist dann auf 1:16 gesunken. In den folgenden Stunden

sinkt die Kurve immer mehr, doch auch nach 24 Stunden sind noch eben erkennbare Farbstoffmengen im Urin vorhanden.

Die Verteilung des Farbstoffes in der Blutbahn geht, nach der Abnahme des Farbstoffdepots der subkutanen Injektionsstelle zu urteilen, annähernd parallel mit der Konzentrationskurve im Urin. Der Farbstoff wird, falls nicht zu grosse Mengen

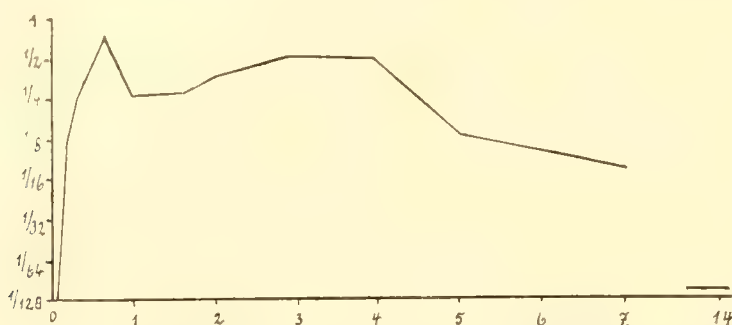


Abb. 2. Konzentrationskurve des Urins in bezug auf indigschwefelsaures Natron 1%.

den Tod des Tieres während des Versuches herbeiführen, in kurzer Zeit annähernd quantitativ ausgeschieden.

Bei Injektion sehr viel schwächer konzentrierter Lösungen hat die Konzentrationskurve eine ähnliche Gestalt wie bei der Anwendung der 1%igen Lösung. Der Unterschied liegt hauptsächlich in der Erkennbarkeit. Nach 2 Stunden kann man hier die Urinfarbe kaum mehr beurteilen. Aber übereinstimmend ist bei dem Versuch mit einer 0,1%igen Lösung der rasche Anstieg bis über die Originalkonzentration und der zackige Verlauf der Kurve.

Eine Speicherung in den Körpergeweben tritt nicht ein.

## Versuche mit einer 2%igen Lösung von indigschwefelsaurem Natron.

Diese Versuche haben das Gemeinsame, dass der Transport des Farbstoffes in dieser Konzentration mit einer Schädigung der Nieren verknüpft ist, die besonders mit Hilfe der Altmannschen Methode in ihren verschiedenen Stadien ver-

folgt wurde. Die Urinkonzentration wurde in diesen Versuchen nur durch Stichproben beobachtet und ergab dem oben Gesagten analoge Befunde. Die Nieren wurden auf frischen Schnitten und auf Schnitten nach Alkoholkonservierung untersucht, ein Stück der Nieren der Behandlung mit der Altmannschen Methode unterworfen.

Versuchsdauer $^1/_2$ Stunde. Schon nach einer Viertelstunde hat der Urin $^1/_5$ der Originalkonzentration an Farbstoff erreicht, nach $^1/_2$ Stunde ist die Konzentration bereits auf die originale Höhe gestiegen.

Im frischen Nierenschnitt ist das ganze Nierengewebe diffus hellblau gefärbt. Ausfällungen sind nur vereinzelt erfolgt. In einem Teil der Sammelröhren sind an den Papillen Kerne gefärbt. In der Rinde ist abgesehen von der diffusen Hellblaufärbung nichts Bemerkenswertes aufzufinden.

Das mit Alkohol fixierte Präparat ergibt keine Unterschiede gegenüber dem frischen Bild.

Versuchsdauer $1^1/_2$ Stunden. Die Niere zeigt im frischen Schnitt, abgesehen von der auch hier bestehenden hellen Diffusfärbung, in der Papille eine grosse Anzahl von Farbstoffcylindern. Die Nierenrinde ist nicht ganz gleichmässig gefärbt. In ihr wechseln hellere und dunklere Partien ab, was wohl mit der stärkeren oder weniger starken Erweiterung der Kanälchen zusammenhängt, da vermutlich der Farbeindruck bei schwächerer Vergrösserung des Bildes — und nur mit solchen lässt sich die Färbung beurteilen — mit zunehmender Erweiterung der Kanälchen ein hellerer wird. Neue Einzelheiten sind in den Rindenkanälchen nicht zu bemerken.

Versuchsdauer 4 Stunden. Die Urinkonzentration hält sich zur Zeit des Versuchsendes noch auf hohen Werten ($^1/_4$ der Originalkonzentration).

Dicker Gefrierschnitt. Der grösste Teil der Kanälchensysteme ist in proximaler Richtung bis in die Hauptstücke

hinein mit Farbstoffcylindern ausgefüllt. Diese Ausfüllung reicht bei einigen sogar bis an den Glomerulus hinauf. Dadurch erhält auch die Rinde ein sehr farbiges Aussehen. Dabei bleiben aber manche Teile der Rinde von Ausfällungen frei. Solche Partien stechen scharf von den angrenzenden mit ausgefälltem Farbstoff beladenen Teilen ab. Das Bild ändert sich nach Alkoholfällung nicht wesentlich.

Versuchsdauer 8 Stunden. Das Tier ist sichtlich geschädigt: es sitzt sehr ruhig und apathisch im Glas.

Die Urinkonzentration ist etwas abgesunken, ohne dass jedoch schon sehr niedrige Werte erreicht wären. Die Farbstoffausscheidung ist noch sehr lebhaft.

Dicker Gefrierschnitt (konserviert mit Alc. abs.). Der grösste Teil der Markkanälchen ist durch dicke Farbstoffcylinder verstopft. Die Rindenkanälchen sind dementsprechend erweitert. Die Erweiterung derselben ist nicht in allen Rindenbezirken gleichmässig eingetreten, vermutlich überall da ausgeblieben, wo in den zugehörigen Markkanälchen keine Cylinder stecken. Die Wandzellen aller Kanälchen ohne Ausnahme sind diffus hellblau gefärbt (postvital?). Kernfärbung ist nur vereinzelt in den Sammelröhren eingetreten.

Im frischen Schnitt habe ich den Eindruck, dass in einzelnen Kanälchenquerschnitten der Rinde hellblaue Farbstoffgranula zu finden seien. Nach der Konservierung mit Alkohol sind solche nicht mehr zu erkennen.

### Farbstofftransport und Zellstruktur nach Altmannpräparaten.

$^1/_2$ stündiger Versuch. Das Lumen der Hauptstücke ist in den proximalen Teilen durchweg geschlossen, der Bürstensaum ist teilweise als besonders konturiertes Band zu erkennen. In distaler Richtung erweitert sich das Lumen. Das distale Ende, das im Markstrahl verläuft, besitzt bereits ein beträchtlich er-

weitertes Lumen. Der Bürstensaum tritt klar hervor, ohne eine Streifung zu zeigen. Er ist homogen gelbbraun gefärbt. Das Lumen der dünnen Schleifenschenkel ist teilweise stark erweitert, während die breiten Teile der Henleschen Schleife weniger an der Erweiterung teilnehmen.

Die Stäbchen sind in den breiten Schleifenschenkeln und den Schaltstücken sehr gut erhalten, ebenso in den proximalen Hauptstückanteilen. Die distalen Enden der Hauptstücke zeigen die gewohnte lockere Granulaanordnung, ihre Granula sind ziemlich gross und färben sich nicht alle gleichmässig. In den proximalen Hauptstückanteilen liegen vereinzelt Fetttropfen. Vacuolen konnten im Epithel nicht aufgefunden werden.

In den Glomeruli bestehen ebenfalls keine erkennbaren Veränderungen. An der Gefässeintrittsstelle sind Bindegewebszellen mit fuchsinophilen Granulationen nicht anzutreffen.

$1^1/_2$ stündiger Versuch. Das Lumen der Kanälchen ist weniger erweitert als bei dem $^1/_2$ stündigen Versuch. Die distalen Enden der Hauptstücke zeigen aber Veränderungen, die mit einer Verminderung der Granulamassen zusammenhängen. Die Granula färben sich sehr unregelmässig. Man findet alle Übergänge von roten zu intensiv schwarzen Granulis. Auch in den mittleren Gebieten der Hauptstücke, wo sonst eine besonders regelmässige Stäbchenstruktur angetroffen wird, sind Granula im supranucleären Bereich aufgetreten, die das Lumenende der Stäbchenregion zerklüften. Diese Granula färben sich ebenfalls sehr wechselnd.

Im Gegensatz zu diesen Veränderungen in den abgelegenen Teilen der Hauptstücke zeigen deren proximale Anteile eine prachtvoll regelmässige Stäbchenanordnung, wodurch auch der Einwand entkräftet wird, dass die oben beschriebenen Bilder auf Fixationsfehlern beruhen könnten.

An den Schleifen und Schaltstücken konnten Veränderungen nicht erkannt werden.

4 stündiger Versuch. Die Lumenerweiterung betrifft alle Teile des Kanälchens bis zum Glomerulus hinauf. Mit verschwindenden Ausnahmen ist das Zellenlager der Hauptstücke mit einem vorzüglich erhaltenen Bürstensaum versehen. Dieser ist regelmässig gestreift. Ihm haften teilweise auch frei im Lumen liegende gelbbräunlich gefärbte Kugeln verschiedener Grösse an. Solche Kugeln sind auch von Kolster und Suzuki beschrieben worden. An manchen Stellen ist ihr Zusammenhang mit dem Zellprotoplasma deutlich. Es macht den Eindruck, als ob sie durch den Bürstensaum hindurchgepresst würden.

8 stündiger Versuch. Die Struktur der gewundenen Kanälchen ist gegen das normale Bild stark verändert. Am wenigsten noch in den proximalen Abschnitten. Hier ist die Stäbchenstruktur recht gut erhalten. Auch der Bürstensaum ist bei stark erweiterten Lumina gut zu erkennen und deutlich gestreift.

Regelmässig enthalten die Zellen der proximalen Hauptstückabschnitte gegen den Bürstensaum zu ungefärbte vacuoläre Gebilde, deren Anordnung teilweise in das Gebiet der Stäbchen hineinreicht. Sie erinnern an ähnliche Gebilde, die bei der Anwendung von solchen Farbstoffen auftreten, die deutlich gespeichert werden. Diese Vacuolen sind auf die proximalen Abschnitte beschränkt. An den distalen Partien der gewundenen Kanälchen hat die Anordnung der fuchsinfärbbaren Substanzen sehr starke Grade angenommen. Teils ist die Stäbchenstruktur einer unregelmässigen granulären Struktur gewichen, teils sind die Zellen im ganzen gequollen. In solchen Zellen ist dann ein intergranuläres Protoplasma zu einem schwammartigen Gebilde geformt, in dessen Maschen die Granula liegen. Zu diesen Veränderungen im Zelleib treten dann auch mehr oder minder starke Verletzungen des Bürstensaumes hinzu, der andererseits in den proximalen Teilen vorzüglich erhalten ist. Im Lumen liegen grosse Mengen ungeformter Massen: teilweise

in Form der bei dem 4stündigen Versuch beschriebenen Kugeln, die teilweise auch Fuchsin aufnehmen; zum anderen Teil handelt es sich um Zellreste, erkennbar an Bürstensaumteilen und anderen Zellbestandteilen.

1 ccm 1%ige Farbstofflösung subkutan. Nach 14 Stunden enthält der Urin den Farbstoff nur mehr in $^{1}/_{75}$, nach 24 Stunden in $^{1}/_{130}$ Konzentration. Dementsprechend ist auch nach 24 Stunden der Farbstoff aus dem Organismus fast völlig entfernt.

Die Niere ist makroskopisch fast ungefärbt. Nur der Markteil hat eine blaustreifige Zeichnung.

Alkoholfixiertes Präparat. In den Sammelröhren stecken noch eine Anzahl von Farbstoffcylindern mit kristallinischer Ausfällung. Teilweise finden sich solche auch in den Sammelröhren. Ob die Henleschen Schleifen beteiligt sind, ist nicht zu bestimmen.

Altmannpräparat. Die Stäbchen sind in den proximalen Abschnitten der Hauptstücke vorzüglich erhalten. Die mittleren Hauptstücke sind nur noch mit sehr wechselnd färbbaren Granulis beladen, eine Stäbchenstruktur ist hier nicht mehr zu erkennen. Die distalen Enden vollends haben eine ausserordentlich unregelmässige Granulastruktur; Zellen mit relativ feinen Granulis wechseln ab mit solchen, die neben kleinen sehr grosse Granula besitzen.

Der Bürstensaum ist in allen etwas erweiterten Kanälchen ausgezeichnet zu erkennen und gut erhalten.

In den proximalen Endstücken liegen, in regelmässiger Anordnung das supranucleäre Protoplasma durchsetzend, in grösserer Anzahl helle ungefärbte Vacuolen. Es ist sehr wohl möglich, dass diese Vacuolen Speicherungsorten des indigschwefelsauren Natrons entsprechen, das nur nicht in genügender Menge abgelagert wurde, um durch seine Färbung sichtbar zu werden. Denn die Vacuolen sind in ihrer Anordnung und

topographischen Verbreitung den bei anderen Farbstoffen erkannten Speicherungsorten völlig analog.

An der Eintrittstelle der Gefässe zum Glomerulus sind mit fuchsinfärbbaren Granulis beladene Zellen in grösserer Zahl aufzufinden.

Zusammenfassung der Versuche mit indigschwefelsaurem Natron.

Der Farbstoff wird sehr schnell in starker Konzentration vom Blute aufgenommen und durch die Niere entfernt. Die Urinkonzentration erreicht die Stärke der eingespritzten Lösung, wechselt aber stark, so dass die Konzentrationskurve uneben wird. Ein definitiver Konzentrationsabfall tritt bei Anwendung einer 2%igen Lösung nach 5—7 Stunden ein.

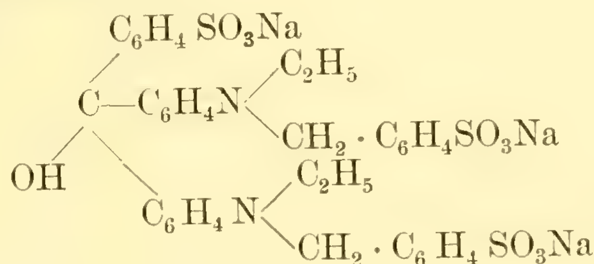
Im Nierenbild herrschen zur Zeit starker Farbstoffausscheidung diffuse Färbungen vor. Daneben fallen besonders Cylinder auf, die von ausgefallenen Farbstoffmassen gebildet werden. Sichere Anzeichen von Speicherung konnten nur in einem 8 stündigen Versuch bemerkt werden. Sie erscheinen in der Form von hellblauen Granulis in den Hauptstücken. Sicherlich sind die gesehenen Granula die stärkste Möglichkeit einer Speicherung, die bei der Ausscheidung von indigschwefelsaurem Natron vorkommen kann. Ich erinnere hier an Höber, der auch nur einmal ähnliches sah und sich nicht ganz sicher darüber ausspricht. Fassen wir diese Speicherung als den Höhepunkt auf, so ist bedeutsam, dass er in Erscheinung tritt, wenn die Hauptmasse des Farbstoffes die Niere passiert hat.

Die Altmannpräparate lehren, dass der Durchtritt von indigschwefelsaurem Natron keineswegs für die Zellstruktur ohne Belang ist. Es konnte gezeigt werden, dass die distalen Teile der Hauptstücke am verletzlichsten sind, dass die Zellstruktur in einer der Richtung des Harnstromes entgegengesetzten Richtung umgeformt wird. Es ist sehr wohl möglich,

dass als Ursache die durch die Verstopfung der geraden Kanälchen hervorgerufene Erweiterung der Hauptstücke eine Rolle bei den Zellschädigungen spielt. Doch muss eine gewisse Giftwirkung noch hinzutreten, da andere Farbstoffe trotz Cylinderbildungen nicht so starke Veränderungen in den Zellen hervorrufen.

### 3. Versuche mit Lichtgrün F. S.

Natriumsalz der Dimethyl- oder Diäthyldibenzyldiamidotriphenylkarbinoltrisulfosäure.




Der Farbstoff wird in 2%iger Lösung angewandt.

Dialysierversuch. Von einer 2%igen Lösung dialysiert aus 5 ccm in 250 ccm soviel, dass sich im Dialysat eine Farbstoffkonzentration 1:250 einstellt. Sichtbar ist die erste Färbung bereits nach 1 Stunde. Die Innenflüssigkeit des Dialysierschlauches steigt auf 8 ccm und ist auf 1:3 verdünnt.

### Allgemeine Angaben über den Transport des Farbstoffes.

Einer erheblichen Zerstörung im Organismus scheint der Farbstoff nicht zu unterliegen. Er wird sehr schnell durch das Blut von der Injektionsstelle fortgeführt und gelangt in hoher Konzentration an die Niere. Die wenigen mit diesem Farbstoffe angestellten Versuche gestatten einen guten Überblick über die Schnelligkeit der Ausscheidung. Die Konzentration steigt innerhalb der ersten Stunde im Urin zu Originalhöhe an und fällt von da aus stetig ab (Abb. 3). Unterstützt durch eine ziemlich starke Diurese befördert die Niere den Farbstoff so rasch

aus dem Organismus, dass nach 3 Stunden gleichzeitig mit einer sichtbaren Entfärbung des Tieres die Urinkonzentration bereits auf $^1/_{32}$ gesunken ist. Nach 7 Stunden ist die Urin-

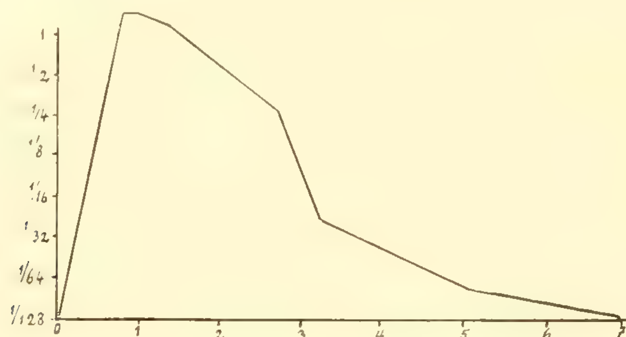



**Abb. 3. Konzentrationskurve des Urins für Lichtgrün S. F.**

farbe bereits ganz hell geworden (s. Kurve). Das Tier ist zu dieser Zeit schon völlig farblos.

In den Körpergeweben konnte eine Speicherung des Farbstoffes nicht festgestellt werden.

### Färbung in der Niere.

Versuchsdauer 3 Stunden 20 Minuten. Das Tier ist etwas matt, Tötung bei Beginn des Konzentrationsabfalles im Urin.

Frischer Gefrierschnitt. Die Nierenrinde ist etwas dunkler grün gefärbt als das Mark. Die makroskopisch sichtbare Färbung ist vorwiegend durch die Blutfärbung hervorgerufen. Doch liegen in den proximalen Hauptstücksanteilen ganz helle eben erkennbare grüne Granula in der typischen Anordnung.

Dicker Gefrierschnitt nach Formolfixation. Bemerkenswert ist eine erhebliche Menge grünen Farbstoffes, der im Blutplasma enthalten ist. Von den im frischen Bild erkennbaren Speicherungsgranula ist hier nichts mehr zu erkennen. Es erübrigt sich demnach auch die Beschreibung des dünnen Gefrierschnittes. Es finden sich einzelne abgestorbene Zellen mit Kernfärbung.

9 stündiger Versuch. Tötung nach völligem Abfall der Konzentrationskurve. Gutes Befinden während des Versuches, fast völliges Abblassen der äusserlichen Färbung des Tieres.

Sektion. Das Farbstoffdepot an der Injektionsstelle ist verschwunden, der grösste Teil des Farbstoffes ist somit ausgeschieden.

Dicker Gefrierschnitt. In den Blutgefässen ist keine nennenswerte Serumfärbung mehr zu erkennen. In den Hauptstücken sind ganz helle grüne Granula zu erkennen, die aber so schwach tingiert sind, dass über ihre feinere Anordnung Genaueres nicht ausgesagt werden kann. Sie liegen nur in Kanälchenquerschnitten der unmittelbaren Umgebung von Glomerulis.

Im nachgefärbten dünnen Gefrierschnitt sind die Granula nicht zu erkennen, die Nachfärbung mit Alaunkarmin verdeckt wohl die hellen vitalen Strukturen.

### Zellstruktur und Farbausscheidung nach Altmannpräparaten.

$3^1/_2$ stündiger Versuch. In den proximalen Hauptstückanteilen ist die Stäbchenanordnung normal. Man trifft grossenteils Schrägschnitte, wodurch ein granuläres Bild vorgetäuscht wird. Sicherlich aber sind wenigstens die basalen Färbungen in den Zellen an stäbchenförmige Gebilde gebunden. In Kernhöhe ist hier schwer eine Entscheidung zu treffen. In den mittleren Anteilen der Hauptstücke dagegen ist wieder die Stäbchenstruktur vorzüglich zu erkennen, wogegen die distalen Partien mit auffallend grossen Zellen nur wenig gröbere Granula enthalten. Von irgendwie deutlichen Veränderungen gegenüber dem normalen Bild ist nichts aufzufinden. Das Lumen ist in den Tubuli contorti überall verklebt.

9 stündiger Versuch. In etwas dickeren Schnitten ($3\ \mu$) ist deutlich zu sehen, dass auch in den proximalen Hauptstück-

anteilen die Fuchsinfärbung an Stäbchen gebunden ist. Nach dem Bürstensaum zu liegen allerdings auch hier Granula. Das Gebiet der Granula ist nicht scharf von dem der Stäbchen zu trennen. Es ist in der Anordnung eine auffällige Änderung nicht eingetreten. Die Strukturen in den einzelnen Teilen des Kanälchensystems weichen vom normalen Bild nicht ab.

Das Lumen der Hauptstücke ist in der ganzen Länge geschlossen.

Zusammenfassung der Lichtgrünversuche.

Der Farbstoff wird sehr schnell durch den Körper transportiert, erreicht im Urin bald seine Maximalkonzentration, die der Stärke der eingespritzten Lösung gleichkommt. Schon nach 3–4 Stunden beginnt sich die Konzentrationskurve zu senken. Nach $3^1/_2$ Stunden sind in den proximalen Teilen der Hauptstücke ganz blasse grünliche Granula zu erkennen, die auch im 9 stündigen Versuche noch angetroffen werden. Der Farbstoff verbindet also sehr klar eine rasche Ausscheidbarkeit mit sehr geringer Tendenz zur Speicherung. Auf die Zellstruktur scheint kein mit der Altmannschen Methode erkennbarer Einfluss ausgeübt zu werden.

### 4. Versuche mit Wasserblau.

Konstitution. Wasserblau ist das Ammoniaksalz der Disulfosäure des Triphenylrosanilins (Enzykl. d. mikr. Technik).

Dialysierbarkeit. Aus 6 ccm 4%iger Farblösung diffundiert in 300 ccm Aq. dest. soviel, dass nach 8 Tagen im Dialysat eine Verdünnung von 1 (Originallösung) : 600 entsteht. Die erste erkennbare Blaufärbung des Dialysates tritt bereits nach $^1/_2$ Stunde auf.

Gegen reduzierende Agenzien ist der Farbstoff sehr resistent.

Die 3%ige Lösung von Wasserblau entspricht annähernd in ihrer Farbenintensität der 1%igen Trypanblaulösung. Zur Konservierung der Wasserblaufärbung ist 10%ige Formalinlösung gut geeignet.

## Allgemeine Angaben über die Verteilung im Organismus.

Wasserblau ist in hohen Konzentrationen (3%) angewandt für den Organismus sehr schädlich. Die Tiere gingen nach einigen Stunden teilweise unter Krämpfen und Lähmungserscheinungen zugrunde. In der Niere zeigten sich in diesen Fällen schwere Zellveränderungen.

In 2%iger Lösung wird der Farbstoff gut vertragen und liefert eine typische, in den einzelnen Fällen fast identische Konzentrationskurve für die Urinausscheidung (s. Abb. 1, S. 140 und Tabelle). Letztere verläuft sehr protrahiert, so dass noch nach 34 Stunden Konzentrationen von $^1/_{12}$—$^1/_{16}$ angetroffen werden. Nach 48 Stunden ist die Konzentration auf $^1/_{64}$ gesunken.

Mit dieser verzögerten Ausscheidung parallel geht eine typische Form der Speicherung in einer grossen Anzahl von Körperzellen, die sich in der Verteilung der von Goldmann u. a. für Trypanblau und Pyrrholblau gegebenen anschliesst, worüber unten noch einige Angaben gemacht werden.

Die anfänglichen Konzentrationswerte im Urin sind der Originallösung gleich. Durch eine geringere Urinmenge erklärt sich, dass trotzdem der Farbstoff nicht in so kurzer Zeit aus dem Körper verschwindet wie bei den vorhergehenden Farbstoffen.

Eine Anzahl Versuche wurden auch mit einer 1%igen Farbstofflösung gemacht. Eigentümlicherweise überstieg hier die Farbstoffkonzentration im Urin nicht die Höhe von $^1/_8$ der eingespritzten Lösung. Die Farbstoffausscheidung im ganzen verlief hier jedoch ebenso langsam wie in den anderen Fällen.

**Wasserblau:** Urinkonzentration zu verschiedenen Zeiten nach der Injektion (bezogen auf die verwandte Farblösung).

| Tier | 30' | $1^h$ | $2^h$ | $4^h$ | $8^h$ | $10^h$ | $24^h$ | $30^h$ | $48^h$ | $72^h$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 % Lösung: | | | | | | | | | | |
| M. 187 . . . | 1/64 | 1/16 | 1/12 | 1/16 | 1/20 | — | — | — | — | — |
| M. 188 . . . | 1/16 | 1/8 | 1/15 | 1/16 | 1/25 | 1/32 | — | — | — | — |
| 2 % Lösung: | | | | | | | | | | |
| M. 212 . . . | 1/2 | 1/1 | 1/1 | 1/2 | 1/4 | — | — | — | — | — |
| M. 220 . . . | 1/6 | 1/2 | 1/1 | 1/1 | 1/2 | 1/6 | 1/16 | — | — | — |
| M. 221 . . . | 1/16 | 1/2 | 1/1 | 1/4 | 1/4 | 1/4 | 1/10 | 1/16 | 1/64 | — |
| 3 % Lösung: | | | | | | | | | | |
| M. 195 . . . | 1/8 | 1/1 | 1/1 | — | — | — | — | — | — | — |
| M. 196 . . . | 1/8 | 1/1 | 1/1 | 1/4 | — | — | — | — | — | — |

Speicherung des Wasserblau in Körpergeweben (48 Stunden nach der Injektion).

Haut. Überall liegen in der Haut in allen Schichten Bindegewebszellen, die in grosser Menge Farbstoff gespeichert haben. Der Farbstoff liegt in ihnen in Klumpen von sehr wechselnder Grösse und Gestalt. Auch die Intensität der Färbung variiert stark. Es sind diese Zellen zweifellos dieselben, die von der Trypanblau- und Pyrrholblauspeicherung betroffen werden.

Leber. Schon im 5 stündigen Versuch ist eine ganz geringe Färbung in den Sternzellen zu bemerken. Sie ist in einzelnen hellblauen Granulis deponiert. Diese Färbung nimmt bis zum 48 stündigen Versuch andauernd zu. Hier ist eine sehr regelmässige starke Färbung in den Sternzellen erfolgt.

Lunge. In der Lunge haben sich einzelne abgestossene Zellen diffus mit Farbstoff inbibiert. Im übrigen beschränkt sich die Färbung auf Granula in dem Bindegewebe angehörigen „Pyrrholzellen“.

Milz. Hier haben die Reticulumzellen sich mit einer Anzahl dunkelblauer Granula beladen.

Ovarium. In Follikelzellen ist keine Färbung eingetreten. Die „Pyrrholzellen“ des Bindegewebes haben nur wenig gespeichert.

Aus allem ergibt sich, dass ganz analoge Speicherungstendenzen für Wasserblau existieren, wie für Trypanblau.

### Versuche mit einer 3%igen Lösung von Wasserblau.

Diese Versuche sind durch den Eintritt von Zellschädigungen in der Niere charakterisiert und bieten in ihren Resultaten eine gute Analogie zu den Versuchen mit indigschwefelsaurem Natron.

#### 1. Anordnung der Färbung in der Niere.

M. 194—196. Wasserblau 3% 1 ccm subkutan. Alle drei Tiere erreichen schon nach 1 Stunde im Urin eine Konzentration, die der der eingespritzten Lösung gleichkommt. Schon nach 3 Stunden machen die Tiere einen schwer geschädigten Eindruck, trotzdem die Urinausscheidung nicht behindert ist.

M. 195 wird $3^1/_2$ Stunden nach der Injektion getötet. Die Nieren sind lichtblau gefärbt und zeigen von der Oberfläche her eine hellblau gesprenkelte Zeichnung. Auf dem Durchschnitt hebt sich die Rinde hellblau von dem rötlichen Mark ab.

Dicker Gefrierschnitt. Im Bereich der Rinde herrscht eine bläuliche Färbung vor; diese macht einen diffusen Eindruck; nur ein wenig heben sich die Anfangsteile der gewundenen Kanälchen durch ihre etwas dunklere Färbung hervor. Im ganzen macht es den Eindruck, als ob die Hauptstücke in ganzer Länge diffus ganz hell gefärbt seien. Die dunklere Färbung der Anfangsteile ist durch Farbstofflösungen in stärkerer Konzentration und granulärer Form hervorgerufen.

Auffallend ist die ziemlich grosse Zahl von abgestorbenen diffus dunkelblau gefärbten Zellen, bei denen auch Kernfärbung eingetreten ist.

M. 194 und 196 wurden 5 Stunden nach der Injektion tot aufgefunden.

M. 194 wurde konserviert, da das Tier eben erst verendet war. Die Hautfärbung ist sehr stark blau. Von den inneren Organen ist besonders ein Teil der Darmschlingen stark gefärbt. Die Niere besitzt einen mässig blauen Farbenton; nur das Nierenmark besitzt eine dunkelblaue Farbe. Die Injektionsstelle hat noch ein starkes Farbstoffdepot.

Dicker Gefrierschnitt. In der Nierenpapille (Sammelröhren) steckt eine grosse Anzahl intensiv blau gefärbter Cylinder. Sie sind trotz der dichten Färbung durchscheinend und sehen durchaus nicht aus wie ausgefallener Farbstoff. Sie bestehen aus feinsten Schollen, die den Farbstoff fest gespeichert haben. Diese sind sehr verschieden gross. Vereinzelt, besonders nahe der Rinde liegen Haufen solcher Schollen beieinander, wobei sie der Kontur einer einzelnen abgestorbenen Zelle folgen. Auch in den Cylindern selbst sind die Schollen in dieser Weise gruppenartig angeordnet. Etwaige Übergangsformen zwischen abgestorbenen diffus gefärbten Zellen und solchen Körnerhaufen lassen sich nicht mit Sicherheit feststellen. Die gewundenen Kanälchen haben auf eine ziemlich lange Strecke hin Farbstoff gespeichert. In den mittleren Teilen ist solcher nur durch einen diffus hellblauen Schimmer zu erkennen, in den proximalen Teilen ist eine deutliche tropfige Speicherung eingetreten, die am stärksten am Kapselübergang des Hauptstückes ausgesprochen ist, wodurch also eine völlige Analogie mit den übrigen speicherungsfähigen Farbstoffen festgestellt ist.

In den Lumina, vorzugsweise der Schaltstücke, sind Reihen von intensiv stark gefärbten blauen Körnchen längs der Ober-

fläche der Zellen zu erkennen. Teilweise reichen vom Lumen aus Körnchenreihen zwischen je zwei Zellen hinein.

Beide Versuche lehren übereinstimmend, dass in den Hauptstücken Wasserblau aus einer 3%igen Lösung intensiv gespeichert wird. Die

Feinere Anordnung der Färbung in der Niere

schliesst sich den Befunden bei anderen Farbstoffen eng an.

M. 195. Die Zellen des Anfangsteiles der Hauptstücke machen einen geschwollenen Eindruck, besonders der Lumenteil der Zellen ist vorgebuchtet, so dass die Zellen sehr hoch erscheinen. In den proximalen Partien hellblaue Granula, die sich nur wenig distinkt von dem diffus hellblauen Ton der Zellen abheben. Eine nachträgliche Diffusion ist nicht auszuschliessen, wenn schon auch der frische unkonservierte Gefrierschnitt das gleiche Bild bot. Die stark diffus gefärbten abgestorbenen Zellen gehören vorwiegend den Hauptstücken an. Doch finden sich im Lumen auch der Schaltstücke derartige Zellen, die aber wohl herabgewandert sind. Die Schaltstücke enthalten in der Wandung gar keinen Farbstoff. Einzelne rote Blutkörperchen sind stark blau gefärbt.

M. 194. In der Speicherungsfärbung ist nachzutragen, dass hier typischerweise ausschliesslich der dem Lumen zugewandte Teil mit Farbstoff in regelmässig nebeneinander liegenden Tropfen beladen ist. Eine Anhäufung um den Kern hat noch nicht stattgefunden. Die in Schaltstücken anzutreffenden Farbstoffniederschläge sind unmöglich mit den Speicherungserscheinungen zu identifizieren und im Sinne einer Granulaausstossung zu verwerten, da sie viel intensiver gefärbt sind, als selbst die in den proximalen Kanälchenabschnitten liegenden Tropfen. Zudem ist die Wandung der Schaltstücke selbst völlig ungefärbt, so dass auch eine Auswanderung aus diesen selbst wohl nicht in Betracht kommen kann.

Die Zellstruktur hat in den Zellen der Tubuli contorti erheblich gelitten; das ergibt sich vornehmlich aus der Betrachtung der Altmannpräparate.

M. 195. In den Hauptstücken ist eine sehr starke Änderung der Zellstruktur eingetreten. Die proximalsten Abschnitte erscheinen am wenigsten verändert. In ihnen ist die Stäbchenstruktur gut erhalten. Immerhin ist ein besonderer Reichtum des supranucleären Protoplasmas an fuchsinophilen Granulationen auffällig. In weiten distal gelegenen Abschnitten können die Stäbchen am basalen Ende noch erhalten sein. Aber es überwiegt immer mehr die granuläre Struktur, zumal die Zellen enorm gross und geschwollen sind. Besonders zahlreich sind Kanälchen, die nur mehr grosse runde Granula enthalten. Hier fehlt eine Stäbchenstruktur vollkommen. Bei stärkster Veränderung sind aus den Zellen grosse Vacuolen mit stark rotgefärbter Wandung geworden, in denen dann entweder einige Granula oder nur gelbliche Bröckel liegen. Dass die stark fuchsinophile Wandung solcher vacuolärer Zellen aus den Granulis hervorgeht, zeigen alle möglichen Übergangsstadien von gleichmässiger Granulaverteilung zu der strukturlosen Vacuolenwand.

Besonders gut erhalten ist die Stäbchenstruktur gewöhnlich in den breiten Schleifenschenkeln und Schaltstücken.

M. 194. Es sind auch hier im wesentlichen die proximalen Anteile der Hauptstücke, die ihre Zellstruktur gut bewahrt haben. Zwischen ihnen liegen in grosser Anzahl schollige Massen, die eben noch eine Einteilung in Zellen undeutlich erkennen lassen, aber eine Granulafärbung nicht mehr aufweisen. Ausserdem finden sich auch hier die mannigfachsten Stadien granulären Zerfalls.

## Versuche mit 2%iger Lösung von Wasserblau.

### 1. Ausbreitung und Anordnung der Färbung in der Niere.

5 stündiger Versuch, Tötung auf der Höhe der Ausscheidung.

Die Nierenrinde ist bereits stark dunkelblau gefärbt, das Mark fast farblos.

Die völlige Übereinstimmung der Speicherung des Wasserblaus mit der anderer Farbstoffe zeigen die Gefrierschnitte. Sehr schön ist die hohe Konzentration des Farbstoffes im Blute zu erkennen, die über die Konzentration der Hauptstückfärbungen hinausgeht. Die regelmässige Anordnung der Färbung kommt gut zum Ausdruck. Wieder sind es die dem Glomerulus anschliessenden Teile der Hauptstücke, die die stärkste Färbung aufweisen. Von ihnen aus nimmt die Färbung in distaler Richtung ab.

In den Sammelröhren liegen 1. vereinzelte abgestorbene Zellen mit blauer Kernfärbung, 2. hellblau gefärbte vacuolige Inhaltsmassen, deren Färbung weit zurücksteht hinter der des Blutplasmas. Es dürfte sich hier um den Ausdruck der definitiven Urinfarbe handeln. Von Cylinderbildungen, wie sie in den Versuchen mit 3%igem Wasserblau vorkamen, sind diese Inhaltsmassen nicht nur durch die hellere Färbung, sondern durch ihre homogene, grob vacuolige Struktur unterschieden.

Ca. 9 stündiger Versuch, Tötung gegen Ende der hoch konzentrierten Ausscheidung. Abnahme der Blutkonzentration, Abblassen der Gesamtfarbe des Tieres, Zunahme der Speicherung in Körperzellen.

Die Färbung der Nierenrinde hat beträchtlich zugenommen.

Das Blutplasma ist nur ganz schwach gefärbt (im Formalin ist keine Spur des Farbstoffes ausgezogen).

Die Vermehrung der Farbstoffspeicherung in distaler Rich-

tung der Hauptstücke ist deutlich. Die Färbung reicht bis in die distalsten Teile der Hauptstücke.

24 stündiger Versuch, Konzentration des Urins auf $^1/_{16}$ gesunken, Blut enthält nur sehr wenig Farbstoff, Zunahme der Speicherung in Körperzellen.

Die Färbung in den Tubuli contorti ist gegen den 9 stündigen Versuch bedeutend zurückgegangen. Die Länge, in der die Hauptstücke gefärbt sind, beträgt schätzungsweise höchstens die Hälfte der Gesamtlänge. Die Blutfarbe ist schwer zu beurteilen; doch sind, wenn erkennbare Farbstoffmengen überhaupt noch kreisen, dieselben jedenfalls sehr gering.

48 stündiger Versuch, Konzentration im Urin auf $^1/_{64}$ gesunken, noch immer kreist Farbstoff in erkennbarer Konzentration im Blut. Speicherung in Körperzellen stärker als vorher. Die Intensität der Färbung weicht nicht wesentlich von dem 24 stündigen Versuch ab. Die Blutfarbe ist noch immer licht hellblau.

## 2. Feinere Anordnung des Farbstoffes in der Niere.

5 stündiger Versuch. Die Anordnung der Granula in den Hauptstücken ist überaus zierlich und regelmässig. Sie entspricht in ihrer Stärke etwa einem 6—7 stündigen Versuche mit 1%igem Trypanblau. Fig. 30 könnte geradezu von diesem Versuchstier angefertigt sein. Vor allem ist auch die Erhaltung der Zellen vorzüglich. Nur besteht häufig ein auffallend weites Lumen mit buchtigem, teilweise zerrissenem Bürstensaum. Eine diffuse Grundfärbung des Protoplasmas besteht nicht.

9 stündiger Versuch. Die Anordnung der Farbstoffgranula ist in den meisten Kanälchen sehr regelmässig. Ihre Zahl hat deutlich zugenommen, auch die Intensität ihrer Färbung. Doch ist an den proximalsten Partien eine Tendenz zur Gruppenbildung der Granula nicht zu verkennen, obwohl die Stärke

der Granulatinktion nicht annähernd noch die Grade erreicht hat, bei denen Trypanblaugranula zur Konfluenz neigen.

24 stündiger Versuch. Die Struktur der Zellen ist vorzüglich erhalten. Die basalen Stäbchen sind in den Hauptstücken deutlich zu erkennen. Die Anordnung der Granula ist sehr zart. Nur selten ist Klumpung eingetreten. Aber auffallend ist meist die sehr geringe Granulierung der Kapselanteile der Tubuli contorti. Die anschliessenden Kanälchenzellen enthalten die Granula in nicht sehr regelmässiger Anordnung, doch ist die Anhäufung in der Kerngegend nicht so häufig.

48 stündiger Versuch. In den Kapselanteilen der Hauptstücke ist meist eine sehr zarte, aber äusserst distinkte regelmässige Granulierung ausgebildet. In den anschliessenden proximalen Kanälchenanteilen liegen vielfach unregelmässige Farbstoffklumpen von bizarren Formen. Diese Bildungen weisen die gleichen Verhältnisse auf wie die bei Trypanblautieren aufgefundenen Veränderungen. Auch hier sind sie Zeichen eines fortschreitenden Prozesses. Nur ist die bedeutend weniger intensive Färbung auffallend.

In distaler gelegenen Kanälchenabschnitten liegen regelmässige Granula. In Schleifen, Schaltstücken und Sammelröhren fehlt jede Färbung.

### 3. Farbstofftransport und feinere Struktur der Nierenzellen nach Altmannpräparaten.

Eine Störung im Bau der Zellen, wie bei den Versuchen mit 3%iger Lösung, wurde nicht gefunden.

5 stündiger Versuch. Die Fixation ist in den mittleren Teilen des Blockes schlecht, an den Randpartien gut. In den letzteren zeigen die Kanälchen die normale Struktur. Die basalen Granulationen sind stäbchenförmig; unter dem Bürstensaum, der hier als ein gelb gefärbter homogener Saum hervortritt, liegen mehr oder weniger zahlreiche Granula. Auch liegen

zwischen den Granula und Stäbchen runde Lücken, die wohl den vitalen Granulationen der proximalen Hauptstücke entsprechen.

9 stündiger Versuch. Das gewöhnliche Bild: Gut erhaltene Stäbchenstruktur in den proximalen, granuläre Färbung in den distalen Teilen der Hauptstücke. In letzteren oft auffallend gute Erhaltung des Bürstensaumes. In den proximalen Kanälchenabschnitten ist das Protoplasma unterhalb des Bürstensaumes dicht erfüllt mit rot gefärbten Granulis und leeren, farblosen Lücken, welch letztere der Anordnung nach den vitalen Granulis entsprechen.

24 stündiger Versuch. An der normalen Struktur der Zellen der Tubuli contorti ist nur die Veränderung eingetreten, dass das Bürstensaumende der Stäbchen in den proximalen Abschnitten durchsetzt ist mit grösseren und kleineren hellen Vacuolen, die teilweise einen deutlich hellblauen Schimmer besitzen. An den Kapselanteilen ist diese Durchsetzung mit Vacuolen geringer als gleich distalwärts. Auffallend sind an der Gefässeintrittsstelle des Glomerulus liegende grosse mit fuchsinophilen Granulationen erfüllte Bindegewebszellen.

### Zusammenfassung der Wasserblauversuche.

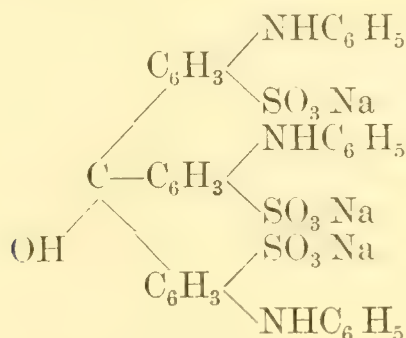
Der Abfall der Konzentrationskurve tritt schon nach 10 Stunden ein. Zwischen 10 und 24 Stunden nach der Injektion wird auch der Höhepunkt der Speicherungsfärbung in der Niere überschritten. Die Speicherung dehnt sich maximal über die gesamte Länge des Hauptstückes aus und ist auf diese beschränkt. Die Intensität des Färbungsbildes ist nicht sehr stark. Die Färbung ist auch auf dem Höhepunkt nur blassblau.

Die proximalen Teile der Hauptstücke sind durch die klumpige Färbung ausgezeichnet, die in ihnen auf dem Höhepunkt der Speicherung eintritt. Sie entledigen sich des Farbstoffes viel langsamer als die distalen Teile.

Die Farbeinlagerung ist in Altmannpräparaten an entsprechenden Lücken zu erkennen, die zwischen den Stäbchen ungefärbt angeordnet liegen.

### 5. Versuche mit Bayrisch Blau.

Konstitution.




(Enzyklopädie der mikrosk. Technik.)

Dialysierversuch. Es werden 4 ccm 2%ige Farbstofflösung gegen 200 ccm Aq. dest. dialysiert. 3 Stunden nach Beginn des Versuches ist noch keine Färbung eingetreten. Nach 14 Stunden ist das Wasser licht hellblau getönt. In den Schlauch ist Wasser eingetreten (am Schluss 8 ccm Inhalt von der Verdünnung 1:2,5). Die Färbung der Aussenflüssigkeit entspricht einer Verdünnung 1:1250. (Resultat nach 5 Tagen.)

Allgemeine Beziehungen zu den Körpergeweben der Versuchstiere.

Schon bei dem $3^1/_2$ stündigen Versuch sind in den von Kupfferschen Sternzellen der Leber blaue Granula zu erkennen. Die Bindegewebszellen der Haut zeigen nur undeutliche Farbstoffspeicherung. In allen späteren Stadien sind in den bei Trypanblau ebenfalls von Farbstoffspeicherung betroffenen Zellen gefärbte Granula zu erkennen. In den Pyrrholzellen der Haut sind die Granula sehr ungleich gross und erreichen oft sehr beträchtliche Grössen. Das gleiche gilt für die Lymphdrüsenzellen. Das Maximum der Speicherung scheint

für alle Körperzellen (abgesehen von der Niere) gegen 30 Stunden nach der Injektion zu liegen. Jedenfalls ist im 72 stündigen Versuch eine deutliche Abnahme der Färbung zu erkennen. Auch in den Stadien maximalster Färbung ist die Granulafarbe verhältnismässig hell.

Die Verteilung im Blut geht bei Bayrisch Blau sehr rasch vor sich, auch scheint die Konzentration, mit der der Farbstoff im Blute transportiert wird, recht hoch zu sein: die Tiere sind schon nach einer halben Stunde an den Ohren tiefblau verfärbt. Es wurden jedoch hierfür keine Messungen angestellt.

## Die Ausscheidung im Urin.

Aus der Kurve (Abb. 4) geht hervor, dass die Urinkonzentration nach dem ersten Anstieg nicht konstant bleibt. Die

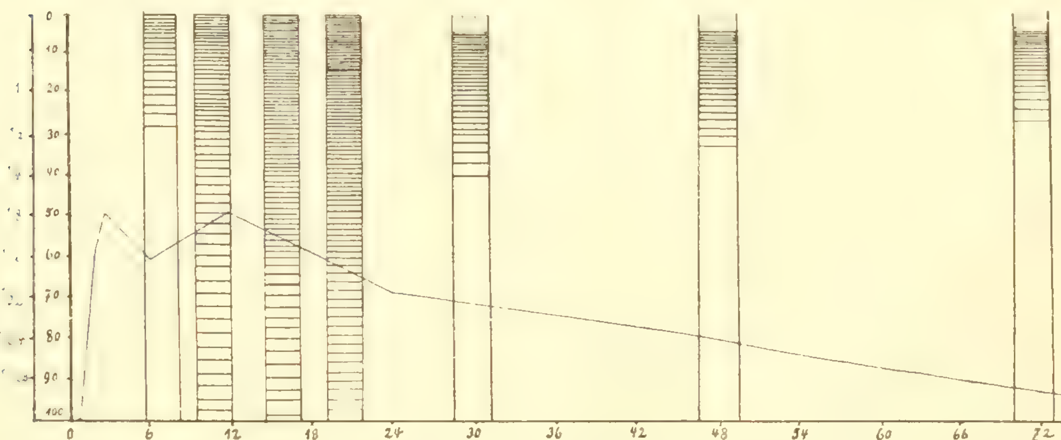



**Abb. 4. Bayrisch Blau: Urinkonzentration (blau) und Speicherung in der Niere. Die schraffierten Kolumnen symbolisieren die Hauptstücke in ganzer Ausdehnung, oben Glomerulusende, unten Übergang in die Henlesche Schleife. Gefärbte Teile sind ihrer Intensität nach schraffiert.**

Konzentration schwankt um einen Mittelwert (etwa 1:10 bis 1:15) herum. Im Sediment des Urins finden sich neben vereinzelten abgestorbenen diffus gefärbten Zellen vor allem tiefdunkelviolette körnige Farbstoffmassen. Diese Farbstoffmassen sind nicht an Zellreste gebunden, sondern körnig ausgefallener Farbstoff. Das zeigt der Vergleich mit gelöst in Zellen enthaltenem Farbstoff.

Der Verlauf der Konzentrationskurve schwankt in mässigen Grenzen auch bei den verschiedenen Versuchstieren. Regelmässig ist die Maximalkonzentration nach 1 Stunde bereits hergestellt, wobei eine mittlere Maximalkonzentration in dem Sinne angenommen wird, dass die hohen und tiefen Zacken der Kurve durch eine mittlere Linie ausgeglichen werden. Als höchster Konzentrationswert wurde in einem unter 9 Versuchen 1:6 gefunden. Bei den übrigen Versuchen wurde meist 1:10 nicht überschritten. In einem Versuche (M. 191) war schon nach 14 Stunden die Konzentration auf $^1/_{50}$ gesunken. Nach 30 Stunden war in allen Versuchen die Konzentration definitiv auf niedrige Werte gesunken, als Zeichen, dass im Blute grössere Farbstoffmengen nicht mehr kreisten. Im Mittel der Versuche (s. Tabelle) darf als Zeit des Absinkens der Konzentrationskurve 24 Stunden angenommen werden.

Mit der Ausscheidung von Bayrisch Blau geht stets eine erhebliche Vermehrung der Harnflut einher. Bei Entnahme jeder Urinprobe werden viele Tropfen Urin entleert.

**Bayrisch Blau:** Urinkonzentration zu verschiedenen Zeiten nach der Injektion.

| Tier | 30' | $1^h$ | $2^h$ | $6^h$ | $10^h$ | $14^h$ | $20^h$ | $24^h$ | $30^h$ | $48^h$ | $72^h$ | Im subkutanen Depot ist der Farbstoff |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| M. 165 | $^1/_{60}$ | $^1/_{15}$ | $^1/_{15}$ | — | — | — | — | — | — | — | — | noch vorhanden |
| — 168 | $^1/_{80}$ | $^1/_{15}$ | $^1/_{10}$ | $^1/_{15}$ | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — 193 | — | — | — | — | $^1/_{10}$ | — | — | — | — | — | — | — |
| — 191 | — | — | — | — | — | $^1/_{5}$ | — | — | — | — | — | geschwunden |
| — 192 | — | — | $^1/_{20}$ | — | — | $^1/_{20}$ | $^1/_{20}$ | — | — | — | — | noch vorhanden |
| — 234 | $^1/_{80}$ | $^1/_{10}$ | $^1/_{5}$ | $^1/_{6}$ | $^1/_{10}$ | — | $^1/_{80}$ | $^1/_{100}$ | — | — | — | geschwunden |
| — 180 | $^1/_{30}$ | $^1/_{8}$ | $^1/_{20}$ | $^1/_{20}$ | $^1/_{10}$ | $^1/_{6}$ | — | $^1/_{100}$ | $^1/_{150}$ | — | — | — |
| — 200 | — | | — | — | $^1/_{8}$ | — | — | $^1/_{20}$ | $^1/_{40}$ | $^1/_{200}$ | — | — |
| — 235 | $^1/_{60}$ | $^1/_{15}$ | $^1/_{20}$ | $^1/_{10}$ | $^1/_{10}$ | — | — | $^1/_{40}$ | — | $^1/_{100}$ | $^1/_{150}$ | — |

## Färbung in der Niere.

### Entstehung und Ausbreitung der Färbung in den Hauptstücken.

Die Ausbreitung der Färbung wurde bei Bayrisch Blau mittels Salzsäure-Isolation verfolgt. Der Farbstoff wird durch Salzsäure vollständig in loco ausgefällt. Dadurch sind die Resultate im Gegensatz zu Trypanblau quantitativ verwertbar. Die Resultate der Isolation stimmten denn auch in allen Fällen ausgezeichnet mit den Schnittbildern überein. Dagegen ist für die feinere Lagerung der Farbstoffmassen das Isolationsbild nicht verwertbar.

Durch die Salzsäurefällung wird die Farbe der abgelagerten Massen in ein leuchtendes Violett verwandelt (s. Taf. 14, Abb. 26—28). Setzt man zu dem Präparat Glycerin zu, so geht der ausgefällte Farbstoff teilweise wieder in Lösung, wobei die ursprüngliche blaugrünliche Farbe wieder hergestellt wird. Man untersucht aber eben wegen der Lösungsmöglichkeit die Präparate am besten in der Salzsäure selbst.

Die nebenstehende Tabelle Abb. 4, die ebenso wie bei Trypanblau das Resultat einer grösseren Anzahl von Messungen ist (s. S. 195), zeigt die ausserordentlich rasche Zunahme der Färbung. Die Kanälchen einer Niere sind alle prozentisch gleich lang gefärbt. Die Färbung nimmt in den proximalen Abschnitten ihren Anfang, mit der Versuchsdauer dehnt sie sich allmählich in distaler Richtung aus unter gleichzeitiger Zunahme der Färbungsintensität in den proximalen Teilen.

Der Höhepunkt der Färbung ist nach 20 Stunden erreicht (s. Taf. 14, Fig. 27). Schon im 30 stündigen Versuch ist eine beträchtliche Abnahme erfolgt. Dass der Höhepunkt hier schon überschritten ist, erkennt man daran, dass die Kapselanteile der Hauptstücke sich bereits beträchtlicher Farbstoffmengen entledigt haben. Dieses Merkmal ist auch in

den späteren Versuchsstadien regelmässig realisiert (s. Taf. 14, Fig. 28). Die Stelle stärkster Färbung beginnt erst in kurzer Entfernung vom Glomerulus. Hinzuweisen ist noch auf die ausserordentlich schnelle Entfärbung der distalen und mittleren Teile der Hauptstücke, während die proximalen Teile ihre Farbstoffmassen noch über längere Zeit nach dem Absinken der Urinkonzentration enthalten.

Vergleicht man die Konzentrationskurve des Urins und den Speicherungsverlauf in der Tabelle Abb. 4 (S. 168), so ergibt sich, dass während des Anstieges der Färbungsausdehnung die Urinkonzentration sich im wesentlichen auf gleicher Höhe hält, dass also die Färbung auf einer Farbstoffspeicherung beruht und nicht mit der Ausscheidung des Farbstoffes identisch ist. Andererseits geht mit dem Abfall der Konzentrationskurve (s. auch Abb. 4) ein sehr rascher Rückgang der Färbung einher. Dass der Farbstoff in den proximalsten Anteilen der Hauptstücke solange zurückgehalten wird, hängt offenbar mit der Art seiner Anordnung zusammen, worüber weiter unten nähere Angaben folgen.

### Die Färbung in den übrigen Teilen der Nierenkanälchen.

Im Laufe der Farbstoffausscheidung sammeln sich allmählich zunehmend grössere Mengen von Farbstoff in den distalen Teilen des Kanälchensystems an. In den ersten 8 Stunden wurden nur vereinzelt derartige Cylinderbildungen in der Niere gefunden, und zwar dann ausschliesslich in den Sammelröhren. Zuerst im 11 stündigen Versuch ist eine erhebliche Farbstoffansammlung im Bereich der Papille zu erkennen. Der Höhepunkt in dieser Beziehung wird um 15 Stunden herum gefunden (s. Taf. 13, Fig. 20). Hier (M. 191) ist der grösste Teil der Sammelröhren mit Farbstoffmassen verstopft und auch in den Schleifen und Schaltstücken liegen, wenn auch weniger dicht,

Niederschläge. Nach 20 Stunden hat die Zahl dieser Bildungen beträchtlich abgenommen, nach 30 Stunden und später sind sie vollständig verschwunden.

Die Sammelröhren sind während der ganzen Zeit das bevorzugte Gebiet für die Cylinderansammlung, die Henleschen Schleifen und Schaltstücke enthielten im Lumen Farbstoff nur im 14- und im 20stündigen Versuch. Hier zeichnete sich besonders der dünne Schenkel der Henleschen Schleife durch eine starke Ausfüllung mit Farbstoff aus.

Die Farbstoffmassen sind aus zwei verschieden gefärbten Anteilen zusammengesetzt. Teils finden sich hellblau diffus gefärbte abgestossene Zellen, in denen auch der Kern Farbe angenommen hat. Der Farbenton dieser Zellen entspricht der Färbung der in den Hauptstücken abgelagerten Farbmassen und des im Blute gelöst enthaltenen Farbstoffes. Alle diese grünlichblauen Tönungen sind das Bild des gelösten Farbstoffes. Die Hauptmasse der Cylinderbildungen ist jedoch aus feinkörnigen, dunkelviolett gefärbten Massen zusammengesetzt. Die Massen sind in sich abgeteilt in Gruppen von ungefähr Zellgrösse. Doch konnte nicht erwiesen werden, dass sie aus abgestorbenen Zellen hervorgehen. Sicher ist, dass solche violette Farbstoffteile unabhängig von Zellen entstehen können, da oft einzelne Körnchen, besonders im Lumen von Schaltstücken, gefunden werden. Die violette Farbe der cylindrischen Massen, die ja auch im Urin nachweisbar sind, entspricht genau der Farbe, die nach Salzsäurebehandlung in allen Nierenkanälchen, besonders auch in den Tubuli contorti aus der hellblauen Färbung niedergeschlagen wird (vgl. Fig. 27 und Fig. 20). Im Reagenzglas kann man sich davon überzeugen, dass Salzsäure den Farbstoff aus seiner Lösung ausfällt. Damit ist bewiesen, dass die violetten Farbstoffmassen in dem Lumen der Sammelröhren usw. Ausfällungen des Farbstoffes darstellen. Als Grund für diese Ausfällungen kann nicht wohl die Säuerung des Harnes

in Betracht kommen, da stets auch gelöster Farbstoff (in abgestorbenen Zellen) in nächster Nachbarschaft der ausgefallenen Massen anzutreffen ist. Am wahrscheinlichsten ist es, die Ausfällung auf die Konzentrierung zurückzuführen, die in diesen Teilen der Niere vorgenommen wird.

In den Wandzellen konnten granuläre, auf Speicherung oder Rückresorption zu beziehende Färbungserscheinungen in keinem Versuche aufgefunden werden. Sind Wandzellen gefärbt, dann handelt es sich um diffuse Färbungen, die mit Kernfärbung verknüpft sind. Solche Färbungen beruhen auf Absterbeerscheinungen. Das zeigt auch die ungleiche Beteiligung einzelner Zellen in benachbarter Lage (s. Fig. 43 Taf. 15).

## Die feinere Anordnung der Färbung in den Hauptstücken.

7 stündiger Versuch. Die in den Anfangsteilen der Hauptstücke liegenden Granula erscheinen von absolut gleichmässiger Gestalt und Grösse. Auffallend ist die dichte Stellung derselben in den Anfangsteilen gegenüber distaler gelegener Partien. Die blauen Granula nehmen ganz streng einen Raum ein, der entfernt vom Lumen bis an die Basis der Kerne reicht, das basale Zellende, in dem die Stäbchenstreifung zu erkennen ist, freilassend. Die heller gefärbten Kanälchenteile enthalten in geringerer Anzahl heller gefärbte Granula. Die regelmässige Wiederkehr des Bildes zeugt von seiner Zuverlässigkeit.

Die Stellung der Granula in den proximalen Kanalabschnitten lässt eine deutliche Gruppierung erkennen. Die Granula liegen in Gruppen zu 10—12 aneinander geschmiegt. Doch zeigt sich darin ein Unterschied je nachdem, ob das Kanälchen, dem die Zellen angehören, ein grösseres oder kleineres Lumen besitzt. Im ersteren Falle ist die Kontur der Zellen glatt, im letzteren Falle buchtet sich die Zellkuppe nach dem Lumen vor. Je nach der Gestalt der Zellen sind die

Granula entweder nach dem Typus A oder B angeordnet (s. Abb. 5 A und B).

$10^{3}/_{4}$ stündiger Versuch. Im Anfangsteil der Hauptstücke nur selten Konfluenz der Granula. Meist ist noch eine regelmässige Anordnung zu erkennen.

14 stündiger Versuch. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass in den stark gefärbten Anfangsteilen schon Konfluenz von Farbstoffgranula eingetreten ist. So findet man eine grosse Vielgestaltigkeit der Granulaformen, die eine erhebliche Grösse erreichen können.

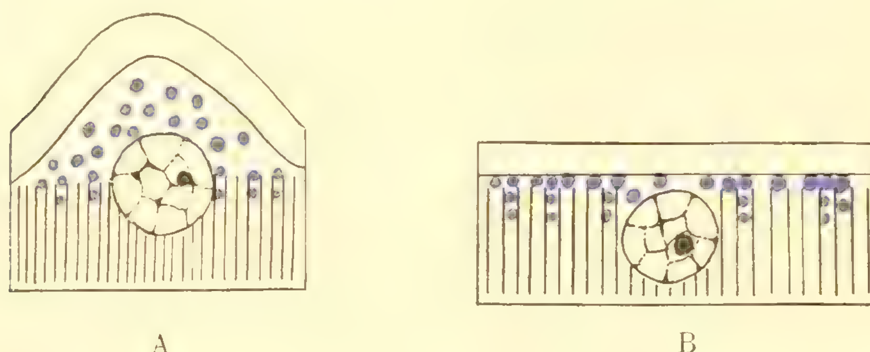


Abb. 5. Schema der Farbstoffgranulierung nach Bayrischblauinjektion. A bei engem Lumen, B bei weitem Lumen.

20 stündiger Versuch. In den Rindenkanälchen ist sehr viel Farbstoff abgelagert. Die Anfangsteile des gewundenen Systems machen einen geschädigten Eindruck. Die Zellen sind an dem Lumenende oft aufgefasert und diffus mit Farbstoff durchtränkt. Im Zellprotoplasma sind sehr intensiv gefärbte, variabel geformte Farbstoffgranula eingelagert (s. Taf. 15, Fig. 41); sie erreichen hier oft die Grösse eines Zellkernes. Vereinzelt liegen zugrunde gegangene Zellen im Lumen. In weiter distal gelegenen Abschnitten ist die Färbung noch regelmässig. Immerhin ist der stark gefärbte, mit unregelmässigen Farbstoffeinlagerungen versehene Abschnitt auffallend lang.

30 stündiger Versuch. Die Granula in den Tubuli contorti sind vielfach unregelmässig gestaltet; besonders in den proxi-

malsten Abschnitten liegen sie, oft zu Klumpen geballt, in nächster Nachbarschaft der Kerne. In den Kapselanteilen der Hauptstücke schwankt der Gehalt an Farbstoff in den einzelnen Zellen sehr stark. Neben Zellen, die einen grossen Farbstoffklumpen enthalten, liegen solche, die nur einzelne helle Granula in sich bergen. Das deutet darauf hin, dass hier der Höhepunkt der Speicherung vorüber ist, da sonst niemals erhebliche Unterschiede zwischen benachbarten Zellen zu finden sind, wie das auch von früheren Untersuchern mehrfach beschrieben ist. Das Bild ist nur so zu deuten, dass die Zellen sich verschieden schnell der grossen Farbstoffklumpen entledigen, die auf dem Höhepunkt der Ausscheidung in sie abgelagert sind.

48 stündiger Versuch. Die Kapselenden der Hauptstücke bieten insofern einen wechselnden Befund, als einzelne Zellen stets ganz frei von Farbstoff sind. Am häufigsten ist der Farbstoff in Gruppen von zahlreichen Tropfen in die Umgebung des Kernes lokalisiert, wobei er manchmal an der Lumenseite (häufigster Befund), nicht selten aber auch an anderen Stellen, selbst am basalen Umfang des Kernes angehäuft wird. Viel dichter, wenn auch ähnlich angeordnet, ist die Farbstoffeinlagerung in den anschliessenden Teilen der proximalen Kanälchenteile.

Die feinere Anordnung des Farbstoffes verläuft also völlig analog dem Trypanblau. Die Beladung der proximalen Anteile ist ganz ausserordentlich stark und führt zu Klumpung, Zellzerfall, Abstossung der geschädigten Protoplasmateile. Die mittleren und distalen Teile behalten ihre zarte Färbung bei, die aber auch zuerst rasch verschwindet. Die Färbung der proximalen Teile hält am längsten an.

## Farbeinlagerung und Zellstruktur nach Altmannpräparaten.

$10^3/_4$ stündiger Versuch. In gut fixierten Hauptstücken ist die Stäbchenstruktur sehr gut erhalten und enthält dem Bürsten-

saum benachbart viele helle Vacuolen in charakteristischer Anordnung. Zwischen solchen Partien liegen einzelne Zellen, in denen eine grobgranuläre Anordnung fuchsinfärbbarer Elemente aufgetreten ist. In den stark mit Farbstoff beladenen Zellen ist die Anzahl der Stäbchen zweifellos zurückgegangen, auch haben sich an den Stellen, wo sehr starke Farbstoffmengen eingelagert sind, nur Bruchstücke von Stäbchen erhalten. Daraus resultiert ein zerfressenes Aussehen der Kanälchenwandung. Die distalen Kanälchenstrecken zeigen besonders häufig grobgranuläre Struktur. Das Lumen der Hauptstücke ist geringgradig erweitert.

An den Glomerulis sind Veränderungen nicht zu erkennen, auch fehlen granulierte Bindegewebszellen.

20 stündiger Versuch. In den proximalen Abschnitten der Hauptstücke bestätigen grosse Vacuolen die Anwesenheit der klumpigen Farbstoffmassen an diesem Ort (s. Taf. 15, Fig. 42). Diese Vacuolen, die in ihrem Inneren Detritus enthalten, sind in allen Grössen von ursprünglicher Granulagestalt bis zu Gebilden anzutreffen, die die Kerne an Umfang übertreffen. Die Kanälchen zeigen daher schon mit schwächeren Systemen ein durchlöchertes Bild. Meistens ist an der Basis solch stark beladener Zellen der Stäbchencharakter fuchsinophiler Elemente erhalten. Diese reichen nicht ganz bis an die Basis und schneiden unvermittelt ab, wo sie an eine grosse Vacuole stossen. In benachbarten Zellen in den Hauptstücken kann das Strukturbild auch abgesehen von der Einlagerung von Farbstoffmassen bedeutend gelitten haben. Hier sind an die Stelle von Stäbchenformationen grosse, teilweise schwer mit Fuchsin färbbare Granula getreten, die dann der Zelle das Aussehen von solchen Zellen geben, die oft in den distalen Kanälchenabschnitten angetroffen werden. Hier, an proximalen Partien handelt sichs wohl um geschädigte Zellen.

Die teilweise stark erweiterten mittleren Anteile der Tubuli

contorti besitzen regelmässig einen unverletzten Bürstensaum. Die Stäbchenformation ist durch Granulareihen ersetzt. Es macht den Eindruck, als ob es sich hier um Fixationskunstprodukte handelte. Ich habe auch sonst häufig Unterschiede in der Fixation der Randpartien gegenüber mittleren Anteilen der Präparate bemerkt und stets am Rande gut fixierte Kanälchen angetroffen.

30 stündiger Versuch. In den proximalen Teilen der Hauptstücke liegen dicht unter dem Bürstensaum und zwischen den Stäbchen helle Vacuolen untermischt mit roten Granulis. Die Grösse der Vacuolen schwankt in beträchtlichen Grenzen.

Auch hier finden sich zwischen normal strukturierten Zellen eine grössere Anzahl Elemente von grobgranulärer Struktur. In der Umgebung der Gefässeintrittsstelle am Glomerulus sind fuchsinfärbbar granulierte Bindegewebszellen häufig anzutreffen.

48 stündiger Versuch. Die Struktur der proximalen Hauptstückanteile ist ausgezeichnet erhalten. Die Stäbchenformationen sind sehr dicht angeordnet. Die Lumina sind geschlossen. Die Anzahl der Vacuolen ist sehr gering, und meist sind nur kleine von ursprünglicher Form und Grösse zu erkennen.

An der Gefässeintrittsstelle der Glomeruli liegen sehr häufig Bindegewebszellen mit starker Beladung von fuchsinophilen Granulationen.

## Zusammenfassung der Versuche mit Bayrisch Blau.

Die Konzentration im Urin sinkt im Mittel der Versuche zwischen 14 und 20 Stunden. Das Maximum der Speicherung in den Hauptstücken wurde nach 20 stündiger Versuchsdauer gefunden. Zu dieser Zeit liegen sehr grosse Farbstoffmengen in der Wand der Hauptstücke gespeichert. Schon nach 30 Stunden ist der grösste Teil des Farbstoffes aus den mittleren und

distalen Teilen der Hauptstücke ausgespült. In den proximalen Teilen der Hauptstücke, wo die enorme zurückgehaltene Farbstoffmenge zu Klumpungen führt, dauert die Entfärbung bedeutend länger. Noch nach 72 Stunden enthalten diese Teile Farbstoff.

Im Altmannpräparat werden die Farbstoffmassen an ungefärbten Lücken im Zellprotoplasma wiedererkannt. Der Farbstoff hält der Altmannschen Fixation nicht stand. Gleichzeitig wurden in den Maximalspeicherungszeiten zahlreiche geschädigte Zellen beobachtet.

### 6. Versuche mit Lithionkarmin.

Da mit Lithionkarmin bereits sehr eingehende Untersuchungen von Suzuki angestellt wurden, so kam es mir nur darauf an, die Beziehungen der Dialysierfähigkeit und der Urinausscheidung genau festzulegen.

Konstitution. Die Konstitution des Karmins ist nicht bekannt; man weiss, dass Karmin (nach C. Liebermann) eine Verbindung der Karminsäure mit Aluminium, Calcium und Proteinstoffen ist, deren Zusammensetzung je nach der Handelssorte wechselt. Die verwandte Farblösung stellte ich so her, dass in 100 ccm konzentrierter Lösung von Lithionkarbonat 5,0 g Karmin unter Kochen aufgelöst wurden. Nach dem Erkalten wurde filtriert. Von dieser Lösung gab ich gewöhnlich eine zur Hälfte verdünnte Lösung subkutan.

Dialysierfähigkeit. Der Dialysierversuch wurde durch Störungen getrübt. Während sich anfangs — wahrscheinlich infolge mangelhafter Qualität des Schlauches — eine hohe Diffusibilität ergab, stellte sich bei späteren mehrfachen Nachprüfungen heraus, dass der Farbstoff nur eine geringe Permeïerfähigkeit besitzt. Bei einwandfreien Hülsen färbt sich die Aussenflüssigkeit nur schwach rötlich, in einer Konzentration, die einer Verdünnung der Originallösung 1:2000 entspricht.

## Allgemeine Angaben über Ausscheidung und Verteilung des Farbstoffes.

Die zahlreichen Vorarbeiten, die sich mit der Verteilung des Karmins im Organismus beschäftigt haben (Ribbert, Schmidt u. a.), kann ich bestätigen. Die Verteilung des Karmins entspricht mit geringen Abweichungen durchaus der des Trypanblautypus. Zum Beispiel nehmen bei schwangeren Tieren auch die Chorionzottenepithelzellen grosse Mengen des Farbstoffes auf.

Die Sternzellen der Leber enthalten eine in den ersten 48 Stunden zunehmende Menge Farbstoff, nach 72 Stunden hat die Farbstoffspeicherung in ihnen wieder beträchtlich abgenommen. Damit stimmt auch die dann bereits erkennbar beginnende Entfärbung des Tieres überein. Auch die grosse Ausscheidbarkeit des Lithionkarmins bestätigte sich. Fig. 6 gibt die charakteristische Konzentrationskurve des Urins. Schon in den ersten 15 Minuten nach der subkutanen Injektion wird eine sehr hohe Konzentration erreicht. Die Maximalkonzentration kann die Farbtönung der Originallösung erreichen. Die intensiven Ausfällungen des Farbstoffes erschweren jedoch die Beurteilung. Charakteristisch für den weiteren Verlauf der Kurve sind die Schwankungen in der Konzentration, wodurch die Analogie zu den Versuchen mit indigschwefelsaurem Natron

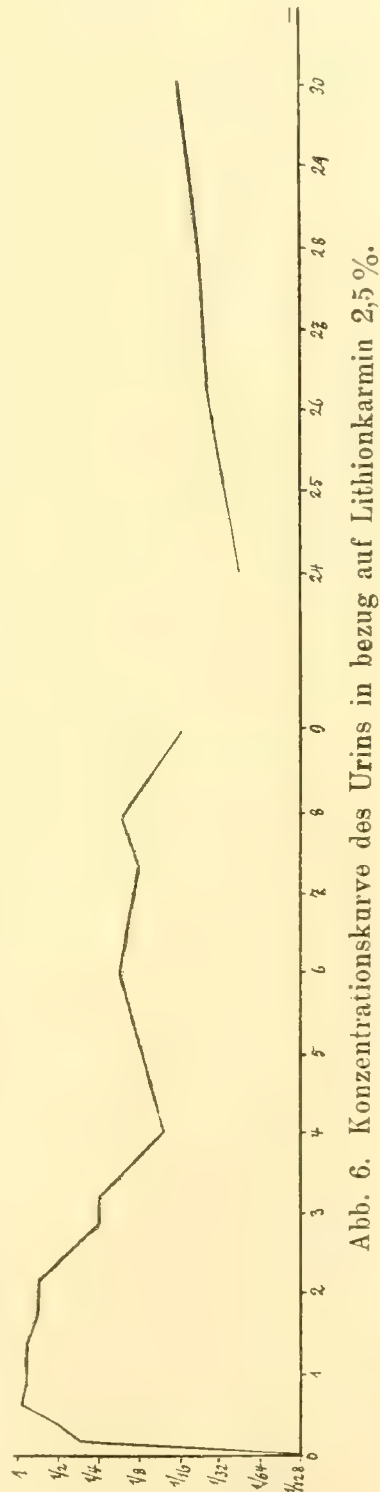


Abb. 6. Konzentrationskurve des Urins in bezug auf Lithionkarmin 2,5 %.

und Bayrisch Blau hergestellt ist. So war z. B. nach 24 Stunden die Konzentration des Urins auf 1:40 gesunken und stieg in den nächsten 6 Stunden wieder auf 1:16. Nach 48 Stunden wurde stets die Konzentration endgültig unter 1:100 angetroffen, so dass zu dieser Zeit sicher die grössere Menge des Farbstoffes, soweit er nicht inzwischen gespeichert worden war, aus dem Organismus entfernt war. Zu dieser Zeit wurde denn auch die Einstichstelle entfärbt gefunden.

**Lithionkarmin:** Urinkonzentration zu verschiedener Zeit nach der Injektion.

| Tier | 30' | 1h | 2h | 6h | 10h | 24h | 30h | 48h | 60h |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| M. 222 | 1/2 | 1/1 | 1/2 | 1/8 | — | — | — | — | — |
| „ 156 | 1/4 | 1/2 | 1/3 | 1/7 | 1/16 | 1/16 | — | — | — |
| „ 223 | 1/2 | 1/2 | 1/2 | 1/6 | 1/10 | 1/50 | 1/15! | — | — |
| „ 227 | 1/4 | 1/2 | 1/3 | 1/4 | 1/25 | — | 1/50 | 1/200 | 1/300 |

Die Tabelle zeigt für eine Anzahl von Tieren die zu verschiedenen Zeiten beobachteten Konzentrationswerte des Urins.

## Ausbreitung und Anordnung der Färbung in den Hauptstücken.

Da bei den Karminpräparaten die Isolation mit Salzsäure zur Entfärbung führt, konnten zum Studium der Ausbreitung der Färbung nur dicke Schnitte Verwendung finden. An solchen lassen sich aber durchaus befriedigende Resultate erzielen. Meine Versuche stimmen in allen wesentlichen Punkten mit Suzukis Resultaten überein. Ich verweise deshalb auf diese. Die Tubuli contorti werden alle gleichmässig allmählich mit Farbstoff beladen. Die Färbung beginnt am Glomerulus und schreitet in distaler Richtung fort. Die gleichmässige Verteilung der Färbung über die ganze Rinde geht sehr schön aus den Übersichtsbildern Figg. 18 und 19 hervor. In vier Versuchen

mit einer 2,5%igen Karminlösung war eine Maximalfärbung erreicht nach 48 Stunden. Hier waren alle Teile der Tubuli in der charakteristischen Abstufung von proximalen nach distalen Teilen gefärbt. Nach 72 Stunden war bereits aus den distalen Anteilen der Farbstoff verschwunden, während die proximalen Contortusteile noch sehr stark beladen waren.

Da über die späteren Ausscheidungsstadien genügend genaue Beobachtungen von Suzuki mitgeteilt wurden, habe ich auf deren Untersuchung verzichtet.

Feinere Anordnung der Färbung in den Hauptstücken nach Gefrierschnitten (Nachfärbung mit Alaunkarmin).

9 stündiger Versuch. Die Speicherung ist in fast allen Abschnitten der Hauptstücke erfolgt. Sehr deutlich ist sie auch in ihrer hellsten Form zu erkennen. Ganz beträchtlich ist sie in den proximalen Abschnitten des Hauptstückes der Niere. Die Erweiterung der Kanälchen hat eine starke Abplattung der Zellen zur Folge, in denen nun mit erstaunlicher Regelmässigkeit die roten Granula angeordnet sind. Sie liegen hier bei Lithionkarmin ganz besonders dicht, in Reihen angeordnet, die parallel der Stäbchenstruktur verlaufen. Allerdings beginnen die vitalen Granulareihen dicht unter dem Bürstensaum und reichen niemals bis an die Zellbasis. Der Bürstensaum ist überall gut zu erkennen, er kleidet in ununterbrochener Kontur das Innere der Kanälchenwandung aus.

Sobald in einem Kanalquerschnitt die ausgefallenen Karminmassen liegen, verliert das Bild an Verständlichkeit. In den meisten Fällen schneidet die Karminmasse mit der Lumengrenze ab. Es kommt aber vor, dass einzelne Karminkörnchen in der Höhe der Wandung liegen. Dort haben sie aber niemals eine konstante Beziehung zu Strukturelementen der Zelle; deshalb scheint mir die einfachste Erklärung, dass solche Granula bei der Präparation gewandert sind. Der leichteste Druck auf das

Deckglas genügt, um eine solche Ortsveränderung hervorzurufen, was bei typischen Speicherungsgranula niemals gelingt. Letztere entfernen sich aus dem Zellverband erst nach Verletzung der Zelle.

30 stündiger Versuch. Ganz besonders schön ist hier die Umordnung der Granula bei stärkerer Beladung der Zellen mit Farbstoff zu erkennen. An den Glomeruli ist das Kapselepithel sehr stark mit Farbstoff beladen. An den basalen Zellteilen liegen grosse Gruppen recht umfangreicher Granula, die hier bereits die unregelmässigsten Formen angenommen haben (s. Taf. 15, Fig. 39). An den Zellkuppen findet man sehr häufig Gruppen ganz kleiner Granula, die durchaus den Eindruck späterer Entstehung machen. In den anschliessenden Teilen der Hauptstücke wiederholt sich das Bild, nur dass im allgemeinen hier die basalen Granula noch nicht diese Grösse erreicht haben. Von hier bis zu den zartesten Granulaeinlagerungen finden sich alle Übergänge. Auch bei Lithionkarmin wechselt in den verschiedenen Abschnitten der Tubuli contorti die Granulabeladung nach Zahl und nach Intensität der Färbung der einzelnen Granula.

48 stündiger Versuch. Die gesamten proximalen Teile der Hauptstücke sind stark mit Farbstoff beladen. Die Lumina der Kanälchen sind stark erweitert. Die innere Zellbegrenzung infolgedessen glatt. Die Farbstoffeinlagerungen sind zu stäbchenförmigen Gebilden zusammengesintert. Diese „Stäbchen“ haben aber alle möglichen unregelmässigen Begrenzungen, Kolbenformen, Keilformen kommen sehr häufig vor. An weniger dicht beladenen Kanälchen erkennt man die Zusammensetzung der Massen aus Einzelgranulis sehr gut (s. Fig 40).

In den mittleren Teilen der Kanälchen ist die Färbung noch beträchtlich und vorwiegend von sehr regelmässiger Anordnung. Sehr zart sind die Granula in den distalen Partien. Sie sind so hell, dass man sie schwer erkennt.

72 stündiger Versuch. Die Farbstoffbeladung der mittleren Hauptstückanteile ist regelmässig. Da die Lumina sehr eng sind, ist die Reihenstellung nicht so ausgesprochen. In den proximalen Teilen kommen vielfach unregelmässige Granulagruppen vor. Die Kapselteile sind sehr klein. Es hat den Anschein, als ob hier die ersten Zellen, die sich an das Kapselepithel anschliessen, bereits Protoplasmateile abgegeben hätten. Die distalen Drittel der Hauptstücke enthalten keine erkennbaren Farbstoffmengen mehr.

### Farbstoff in den übrigen Teilen des Nierenkanalsystems.

In allen Versuchen sind im Gebiete der Sammelröhren und Schaltstücke Niederschlagsbildungen aufgetreten. Sie bestehen aus feinkörnigem Karmin und unterscheiden sich durch die starke Lichtbrechung und den intensiven Farbton von den gespeicherten Farbstoffmassen (s. Taf. 13, Fig. 18). Auf Schnitten werden oft einzelne aus den Cylindern sich loslösende Körnchen in die Umgebung der Kanallumina verlagert, so dass oft der Anschein erweckt wird, dass sie in Zellen drinlägen. Ihre unregelmässige Anordnung jedoch und die Tatsache, dass auch in den umgebenden Bindegewebszellen und weiterhin angrenzenden Kanälchenquerschnitten solche Körnchen liegen, zeigt, dass sie erst sekundär verstreut sind.

Typische Resorptionsbilder in den Sammelröhren (Suzuki) sind mir nicht vorgekommen.

In anfänglichen Versuchsstadien sind stets sehr zahlreiche Niederschlagsbildungen in den Sammelröhren, bald auch teilweise bis in die Hauptstücke hinauf aufzufinden. Später habe ich in einem Versuche nach 48 Stunden noch sehr ausgedehnte Cylinderbildungen angetroffen, während zumeist schon nach 24 Stunden eine deutliche Abnahme der Cylinderbildungen zu bemerken ist, die z. B. in einem 30 stündigen Versuche fast völlig fehlten (s. Fig. 19).

## Farbstofftransport und Zellstruktur nach Altmannpräparaten.

9 stündiger Versuch. Die Hauptstücke sind zum grossen Teil stark erweitert, der Bürstensaum überall gut erhalten und regelmässig gestreift. Die Stäbchenregion hat nur an der Zellbasis ihr regelmässiges Aussehen erhalten, nach dem Lumen zu sind die Stäbchen von blaurötlichen Massen durchsetzt. Diese Massen entsprechen den Farbstoffspeicherungen, die der Gefrierschnitt zeigte. Die Fuchsinfärbung hat die Orte der Farbstoffspeicherung nicht überlagert. In dem Lumen, besonders von Sammelröhren und Schaltstücken, liegen feinkörnige Karminmassen.

30 stündiger Versuch. Das Lumen der Hauptstücke ist zumeist verklebt. An den Kapselanteilen sind sehr starke Farbstoffmengen abgelagert. Hier ist die Stäbchenstruktur an den Basisteilen der Zellen, wo kein Farbstoff enthalten ist, sehr schön erhalten. Der Farbstoff ist durch seine Hellrotfärbung sehr deutlich von den fuchsinophilen Granulationen unterschieden. Lumenwärts von den Farbstoffeinlagerungen liegen noch verstreute Granula, die die Fuchsinfärbung angenommen haben. Die anschliessenden Schlingen der Hauptstücke sind in demselben Sinne beladen.

Zwischen normalen in obigem Sinne veränderten Zellen liegen einzelne Zellen, bei denen die gesamte fuchsinophile Substanz in grosse Granula umgeformt ist. Ich fasse diese Zellen als geschädigt auf.

In Schaltstücken und Henleschen Schleifen ist keine Strukturveränderung eingetreten. Speziell die breiten aufsteigenden Schenkel der Schlingen haben die normale sehr regelmässige Stäbchenstruktur.

48 stündiger Versuch (sehr starke Cylinderbildungen s. o.). Die Lumina der Hauptstücke sind sehr stark erweitert. In den dünnen und dicken Teilen der Henleschen Schleifen sind

so starke Karminniederschlagsbildungen aufgetreten, dass die Wand dieser Kanäle sehr stark gedehnt ist. Ein Teil der Hauptstücke ist stark vacuolisiert. Man findet viele mit granulären fuchsinophilen Massen ausgefüllte Zellen und Formen, bei denen das Protoplasma wabig, geschwollen und nicht mehr fuchsinfärbbar ist. Diese Veränderungen haben Ähnlichkeit mit den für indigschwefelsaures Natron beschriebenen und hängen wohl mit einer länger dauernden starken Wanddehnung der Kanälchen zusammen.

Im übrigen sind die Karmineinlagerungen ebenso zu erkennen, wie in den oben geschilderten Fällen.

72 stündiger Versuch (wenig Cylinderbildungen). Die Lumina der Hauptstücke sind geschlossen. Die Stäbchenstruktur ist, abgesehen von den Karmineinlagerungen, vorzüglich erhalten. Auch der Bürstensaum ist teilweise durch eine feine Abgrenzungslinie markiert. Die Schaltstücke, Schleifen und Sammelröhren zeigen keine Veränderung.

### Zusammenfassung der Versuche mit Lithionkarmin.

Lithionkarmin ist nur wenig diffusibel (1:2000). Die Verteilung im Organismus geht rasch vor sich (schnelle Verfärbung des Tieres); ebenso setzt die Urinausscheidung schnell ein und erreicht bald hohe Konzentrationen. Die Konzentrationskurve ist unregelmässig und erreicht erst nach 48 Stunden ein tiefes Niveau. Die Speicherung, nach 9 Stunden bereits deutlich sichtbar, erreicht allmählich ansteigend nach 48 Stunden ihren Höhepunkt. Nach 72 Stunden ist bereits eine schwächere Färbung zu beobachten. Die Färbung umfasst alle Hauptstücke gleichmässig; am stärksten sind die proximalen Teile beladen; in distaler Richtung besteht eine allmähliche Abnahme der Färbung.

In den distalen Kanalabschnitten (Schleifen, Schaltstücke,

Sammelrohre) liegen anfangs stets, nach 24 Stunden nicht immer sehr zahlreiche Karminniederschläge. Die Wandzellen der in Rede stehenden Abschnitte enthalten niemals gespeicherten Farbstoff.

Die Zellstruktur wird nur durch die Karmineinlagerungen verändert: die Stäbchen sind kürzer, ihre dem Lumen zugekehrten Enden sind an den Stellen, wo Farbstoff eingelagert wird, verschwunden. In Fällen, wo offenbar durch die Karminniederschläge verursachte langandauernde Erweiterung der Hauptstücke bestanden hat, können schwere Zellveränderungen eintreten (granulärer Zerfall fuchsinophiler Substanz, Vacuolisation und Abstossung von Zellen).

Von der Mitteilung von Versuchen mit höher konzentrierten und schwächeren Farbstofflösungen, die ganz entsprechende Resultate ergaben, wurde Abstand genommen.

### 7. Versuche mit Natronkarmin.

Die Versuche mit Natronkarmin gaben in vieler Hinsicht so ähnliche Resultate, wie Lithionkarmin, dass ich von einer gesonderten Beigabe von Protokollen absehen kann.

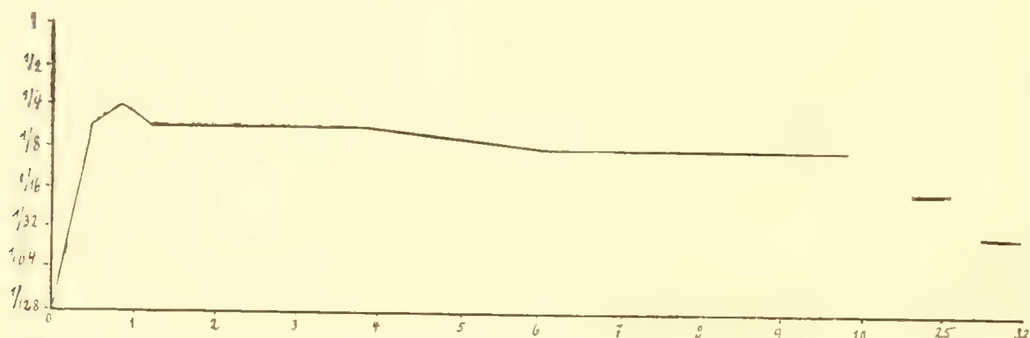



Abb. 7. Konzentrationskurve des Urins in bezug auf Natronkarmin 3%.

Der Dialysierversuch zeigte, dass Natronkarmin sich in der Dialyse sehr ähnlich verhält wie Lithionkarmin, es ist etwas weniger diffusibel (1:3000).

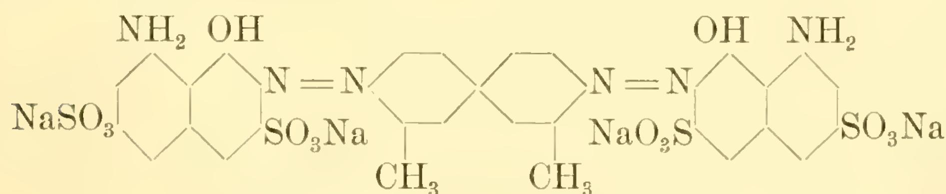
Die Urinausscheidung bedarf einiger Worte. Gleicht

man bei Lithionkarmin die durch die Ausfällungen vermutlich hervorgerufenen Unebenheiten der Konzentrationskurve aus, so erhält man annähernd die Kurve von Natronkarmin (s. Abb. 7).

Natronkarmin wird im Harn sehr viel weniger in ausgefälltem Zustand angetroffen. Die Konzentration erreicht zeitweilig den Wert 1 : 4 der Originallösung. Nach 24 Stunden ist ein Absinken der Konzentration schon bemerkbar (Konzentration $^1/_{15}$). Im weiteren Verlauf senkt sich die Kurve ganz langsam weiter.

## 8. Versuche mit Trypanblau.

Trypanblau ist ein Tolidinfarbstoff und entsteht aus 1 Mol. diazotierten 0-Tolidin und 2 Mol. 1-8-Amidonaphthol-3-6-Disulfosäure (s. Schulemann 1911). Seine Konstitution erhellt aus der Formel:




Gegen oxydierende und reduzierende Agentien ist es ziemlich resistent. Durch Reduktion mit Fe und HCl tritt bei Erwärmung Entfärbung ein, ebenso bei Behandlung mit Nahydrosulfit. Starke Säuren und Laugen bewirken die Entstehung eines Farbenumschlags in Rot, ohne dass die beiden Produkte identisch wären (s. Gross 1911). Der Farbstoff wird in 1%iger wässeriger Lösung verwandt.

Dialysierversuche. Das Dialysat der 1%igen Trypanblaulösung nimmt im Laufe der ersten 24 Stunden einen roten Farbenton an. Dieser verstärkt sich weiterhin noch etwas, bleibt aber stets hell. Durch Einkochen lässt sich aus dem Dialysat eine violettrote Flüssigkeit darstellen. Sie ist auch in starker Konzentration sehr verschieden von entsprechend verdünnter Trypanblauoriginallösung.

Im Filterschlauch bleibt die blaue Farbe zurück, ohne dass der rote Farbstoff völlig verschwindet. Ein in Xylol aufgehellter Schnitt durch die Wand der Dialysierhülse zeigt, dass den blauen Farbstoff die Innenschichten der Wandung in starker Überkonzentrierung enthalten, während die Aussenschichten violettrot durchtränkt sind. Auch die violette Farbe der Aussenschichten übersteigt die ganz schwache Konzentration des Dialysates um ein Vielfaches.

Interessant ist auch die Färbung der Innenflüssigkeit. In ihr tritt das Rot deutlicher hervor infolge der starken Anreicherung des Blaufarbstoffes in der Schlauchwandung.

Es ergibt sich, dass Trypanblau ein Gemenge darstellt aus einem blauen und einem roten Farbstoff. Der blaue Farbstoff beherrscht den Farbenton, der rote erscheint nur bei besonderer Versuchsanordnung in der Originallösung.

1. Tropft man eine 1%ige Trypanblaulösung auf Filtrierpapier auf, so bildet sich um den blauen Mittelfleck ein schmaler rötlicher Saum. Über diesen hinaus breitet sich das Lösungsmittel Wasser noch weit aus.

2. Schüttelt man eine verdünnte Lösung von Trypanblau mit Filtrierpapierstückchen im Reagensglas, so reichert sich der blaue Farbstoff im Filtrierpapier an, der Farbenton der zurückbleibenden Lösung wird rötlicher.

Beide Versuche bestätigen, dass von den beiden Farbkomponenten die blaue schwerer permeïert als die rote, schliessen sich also dem Dialysierversuche bestätigend an.

### Allgemeine Beziehungen zu den Körpergeweben der Versuchstiere.

Da über die Färbungsresultate, die mit Trypanblau erzielt werden, von Bouffard (1906), Goldmann, Schulemann u. a. genauere Angaben vorliegen, brauche ich nur kurz zu erwähnen, dass die Färbung im Typus mit der durch

die Karminpräparate erzielten Färbung übereinstimmt. Der Farbstoff wird von bestimmten, sämtlich dem Bindegewebe angehörigen Zellen in Granulaform gespeichert; solche Zellen sind die allgemein verbreiteten sog. Pyrrholzellen (Goldmann), die v. Kupferschen Sternzellen der Leber, die interstitiellen Zellen des Hodens, die sog. Reticulumzellen von Milz und Lymphdrüsen.

Die Verteilung des Farbstoffes im Blute geht rasch vor sich. Übereinstimmend mit früheren Beobachtern kann ich berichten, dass man an den Tieren schon nach einer Viertelstunde eine leichte Blaufärbung erkennen kann. Nach 3 Stunden hatten die Ohren und die Schnauze schon eine tiefdunkelblaue Farbe.

Ein ganz analoges Verhalten ergibt die Untersuchung der Blutfarbe auf einem dicken Schnitt durch die Niere in verschiedenen Untersuchungsstadien. Durch oft wiederholte Vergleiche von annähernd gleich dicken Präparaten gelang es, eine ganz allmähliche Zunahme der Nierenblutfarbe der ersten 3 Stunden festzustellen. Trypanblau wird bei Formolfixation auch im Blutplasma ausgezeichnet erhalten. Nach 3 Stunden hat sich im Nierenblute eine gewisse Maximalkonzentration eingestellt, die in den einzelnen Versuchen wechselnd lange festgehalten wird. In einer grossen Anzahl von Fällen war sie, wenn die Untersuchung später als 20 Stunden nach der Injektion des Farbstoffes geschah, schon erheblich unter die höchsten angetroffenen Werte gesunken. In einzelnen Fällen jedoch hielt sich auffallend lange eine hohe Konzentration im Blute.

Diese starken Unterschiede erklären sich zum Teil aus Ungenauigkeiten der Technik. Bei der Injektion kann es sehr leicht vorkommen, dass durch ungünstige Bewegungen des Tieres manchmal aus der Injektionsstelle einige Tropfen zurückfliessen. Dadurch können sich sehr leicht Verschieden-

heiten der injizierten Farbstoffmenge ergeben. Tatsache ist, dass bei Tieren, deren Blutfarbe im späteren Versuchsstadium noch auffallend hoch war, stets noch grössere Farbstoffmengen im subkutanen Depot angetroffen werden. Der Prozentgehalt des Farbstoffes im Blute hängt also jedenfalls jeweils von der Menge des im Depot vorhandenen gelösten Farbstoffes ab. Ob ausserdem für die Resorption aus der Injektionsstelle noch individuelle Verschiedenheiten vorkommen, vermag ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls muss bei allen Untersuchungen über die Ausscheidung und beim Antreffen etwaiger Schwankungen in der Urinkonzentration zuerst auf den Blutbefund geachtet werden.

Die Maximalkonzentration, in der der Farbstoff im Nierenblut enthalten sein kann, scheint nicht viel unter der Originalkonzentration zu liegen. Jedenfalls ergab ein Vergleich eines 60 μ dicken Schnittes mit einem in der Zeisschen Zählkammer (Tiefe 100 μ) ausgebreiteten Tropfen der 1%igen Lösung keine wesentliche Differenz der Färbung. So ungenau auch ein solcher Vergleich stets ausfallen muss, so zeigt er doch, dass wir im Nierenblut mit ganz erheblichen Farbstoffkonzentrationen zu rechnen haben.

## Die Ausscheidung im Urin.

Der auffallendste Befund in der Urinabsonderung in den ersten Stunden des Versuches ist die Rotfärbung. Auf Taf. — sind eine Reihe von Fliessblattproben dargestellt. Der Urin enthält nach einer halben Stunde noch sehr wenig blauen Farbstoff, während der rote, der sich auf dem Fliesspapier weiter ausbreitet, in sehr starker Konzentration auftritt. Die Konzentration des roten sowohl wie des blauen Farbstoffes steigt im weiteren Verlaufe an: Nach 2—3 Stunden resultiert ein Urin, der auf dem Fliessblatt einen intensiv dunkelblauvioletten Mittelfleck mit einem umgebenden violetten Ring er-

zeugt (s. Taf. 12, Fig. 3). Von nun an trennt sich die Konzentrationskurve der beiden Komponenten in der Weise, dass die rote rasch absinkt (s. Figg. 4, 5), während die blaue Komponente noch lange auf gleicher Konzentration verharrt. Nach 10—14 Stunden ist die rote Beimengung im Urin vollständig verschwunden. Der nunmehr ausgeschiedene Urin unterscheidet sich von dem anfänglichen durch die grünlichblaue Farbe (s. Taf. 12, Fig. 5), eine Farbe, die auch die im Körper gespeicherten Farbstoffmassen besitzen.

Im Gegensatz zu der roten Komponente hält sich die Konzentration der blauen Komponente längere Zeit auf hoher Stufe. Die Beurteilung der Konzentration, die anfänglich durch die Beimengung der roten Komponente auf Schwierigkeiten stösst, ist später leicht. Beigegebene Kurve (Abb. 1, S. 140) gibt ein anschauliches Bild von den Konzentrationsverhältnissen für die blaue Komponente. Aus der Tabelle ergibt sich einmal übereinstimmend mit der Kurve, dass nach 2 Stunden die blaue Komponente meistens schon in Maximalkonzentration im Urin enthalten ist, ferner, dass diese hohe Konzentration, sei sie nun 1 : 8 oder 1 : 15, in den meisten Versuchen nach 48 Stunden noch besteht. Bei dem einzelnen Versuche verläuft die Konzentrationskurve sehr stetig (s. Kurve).

Eine auffallende Abweichung im Verlaufe der Urinkurve zeigen M. 172 und M. 176, erstere wegen der geringen Höhe, die erreicht wird und auch nur kurze Zeit beibehalten wird. M. 176 zeigt im Gegensatz dazu noch 96 Stunden nach der Injektion Werte wie 1 : 20 im Urin, auch nach 168 Stunden ist für diese Zeit die Urinausscheidung auffallend hoch. Übereinstimmend hiermit enthält die Injektionsstelle bei der Beendigung der Versuche immer noch erkennbare ungespeicherte Farbstoffmengen, während bei den meisten übrigen Tieren solche schon von 72 Stunden Versuchsdauer an nicht mehr aufgefunden werden. Es kann sich hier einmal um relativ

grössere eingespritzte Farbstoffmengen handeln; nicht ausgeschlossen wäre aber auch eine auffallend starke Konzentrationsfähigkeit für den Urin.

**Trypanblau:** Urinkonzentration zu verschiedener Zeit nach der Injektion.

| Tier | $2^h$ | $6^h$ | $10^h$ | $20^h$ | $30^h$ | $48^h$ | $72^h$ | $96^h$ | $120^h$ | $144^h$ | $168^h$ | Im subkutanen Depot ist der Farbstoff |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 216 | 1/20 | 1/8 | 1/10 | 1/10 | 1/10 | — | — | — | — | — | — | noch vorhanden |
| 217 | 1/20 | 1/8 | 1/10 | 1/15 | 1/25 | — | — | — | — | — | — | „ |
| 169 | 1/20 | 1/15 | 1/15 | — | 1/25 | — | — | — | — | — | — | „ |
| 173 | 1/10 | 1/10 | — | — | — | 1/10 | — | — | — | — | — | „ |
| 174 | 1/8 | 1/15 | 1/15 | 1/10 | 1/15 | 1/15 | 1/40 | — | — | — | — | verschwunden |
| 175 | 1/8 | 1/15 | 1/15 | 1/15 | 1/15 | 1/15 | 1/15 | 1/50 | — | — | — | „ |
| 172 | 1/15 | 1/20 | 1/40 | — | — | — | — | 1/150 | 1/200 | — | — | „ |
| 177 | 1/15 | 1/15 | 1/15 | 1/15 | 1/15 | 1/25 | 1/35 | 1/150 | 1/150 | 1/200 | — | „ |
| 176 | — | 1/20 | 1/10 | 1/10 | 1/10 | 1/15 | 1/25 | 1/20 | 1/50 | 1/50 | 1/50 | noch nicht ganz verschwunden |

Färbung in der Niere.

## Entstehung und Ausbreitung der Färbung in den Hauptstücken.

Der Farbstoff wird in der Niere in Form von transparenten Korpuskeln abgelagert, und zwar ausschliesslich im System der Hauptstücke. Zur Untersuchung des Zustandekommens der Färbung erwies sich für spätere Stadien die Salzsäureisolation als zweckmässig. Deren Resultate wurden stets an 60 μ dicken ungefärbten Gefrierschnitten kontrolliert. Letztere boten in dem ersten Anfangsstadium die einzige übersichtliche Darstellung der Färbungstopographie dar, da hier die Salzsäureisolation versagte: die geringen anfänglich deponierten Farbstoffquanten werden von Salzsäure ausgezogen.

Färbung in den ersten 3 Stunden nach der Injektion.

2 stündiger Versuch. Die korpuskuläre Farbstoffeinlagerung ist nur in dem Teil des Hauptstücks zu erkennen, dessen Zellen sich an der Umschliessung des Glomerulus beteiligen. Die Färbung ist sehr zart und nur mit Mühe erkennbar. Alle im Schnitt getroffenen Kapselepithelien zeigen die erwähnte Farbstoffeinlagerung.

$2^1/_2$ stündiger Versuch. Die Farbstoffeinlagerung in den Kapselepithelien ist bedeutend stärker geworden. In der Umgebung der Glomeruli liegen auch in den angrenzenden Teilen der Hauptstücke Korpuskeln (s. Fig. 14). Diese erzeugen aber eine bedeutend schwächere Färbung der Kanalabschnitte, die dem Glomerulus in distaler Richtung folgen. Auch hier zeigen ausnahmslos alle Glomerulusgebiete das gleiche Färbungsphänomen.

3 stündiger Versuch. Die Färbung ist gegen die vorherigen Stadien fortgeschritten, sowohl in der Intensität der schon vorher betroffenen Teile, als auch in Hinsicht auf die distale Ausdehnung der Färbung. In dem gleichen Sinne nimmt mit der Versuchsdauer die Färbung in den nächsten 48 Stunden stetig langsam zu. In dem dann gewöhnlich erreichten Maximalstadium der Färbung sind die Hauptstücke sämtlich in ganzer Länge gefärbt, wodurch auf Schnitten eine prachtvolle Regelmässigkeit des Färbungsbildes hervorgerufen wird (s. Figg. 15 und 16). In nebenstehender Tabelle symbolisieren die senkrechten Balken je ein Hauptstück. Durch Schraffierung werden die gefärbten Anteile bezeichnet. Stärkere Tönung bezeichnet auch die stärker gefärbten Anteile der Hauptstücke (s. Abb. 8).

Jedes der so bezeichneten Symbole stellt einen Durchschnittswert aus einer grösseren Anzahl von Messungen dar. Dazu ist noch folgendes zu bemerken: Die Hauptstücke einer Niere sind bekanntlich sehr verschieden lang. Peter (1909)

gibt als Resultat von 15 Messungen einen Durchschnittswert von $2^3/_4$ mm an, wobei die Einzelmasse zwischen 2,25 bis 3,38 schwankten. Bei meinen Versuchen fand ich noch erheblich grössere Differenzen. Einesteils waren Kanälchen von 1,1—1,2 mm Länge nicht selten; 5,2 mm Länge bildete das Extrem in anderer Richtung. Dabei wurden fast stets erwachsene oder doch nahezu erwachsene Tiere zu den Versuchen benutzt. Wollte man angesichts dieser variablen Länge der einzelnen Kanälchensysteme eine Symbolisierung des Färbungsfortschrittes im Sinne der Tabelle vornehmen, so mussten lange und kurze Kanälchen einer Niere im gleichen Prozentverhältnisse ihrer Gesamtlänge gefärbt sein. Diese Forderung ist ganz auffallend regelmässig realisiert. Ich gebe als Beweis dessen eine Anzahl Werte von Einzelmessungen an verschiedenen Nieren:

| Tier | Gesamtlänge des Hauptstückes | Länge des gefärbten Abschnittes | Gefärbter Anteil in Prozent der Gesamtlänge |
|---|---|---|---|
| M. 153 | a) 5,2 mm | 3,8 mm | 73% |
| | b) 3,6 „ | 2,4 „ | 66% |
| M. 172 | a) 4,1 mm | 2,3 mm | 55% |
| | b) 4,8 „ | 2,8 „ | 58% |
| | c) 5,7 „ | 3,3 „ | 57% |
| M. 175 | a) 3,64 mm | 1,66 mm | 45% |
| | b) 4,28 „ | 2,19 „ | 45% |

Diese Beispiele liessen sich erheblich vermehren, genügen aber wohl zur Illustrierung der oben bezeichneten Tatsache.

Damit hängt weiter zusammen — und hier bringt der Isolationsversuch den untrüglichen Beweis —, dass ausnahmslos alle Kanälchen einer Niere mit entsprechend ihrer Länge ausgedehnter Färbung angetroffen werden.

In Tabelle Abb. 8 wurde auch die Zunahme der Färbung

in entsprechenden Abschnitten der Hauptstücke mit zunehmender Versuchsdauer dargestellt. Es ergibt sich auch bei der Betrachtung dieser Erscheinung die Stetigkeit des Prozesses: Betrachten wir z. B. die in unserem Schema zwischen 40 und 60 gelegenen Anteile des Kanälchens in den verschiedenen Versuchsstadien, so ist der Übergang vom ungefärbten Zustand nach 7 Stunden zu dem Zustand, wo starke Farbstoffmassen in diesem Abschnitt deponiert sind, leicht zu übersehen.

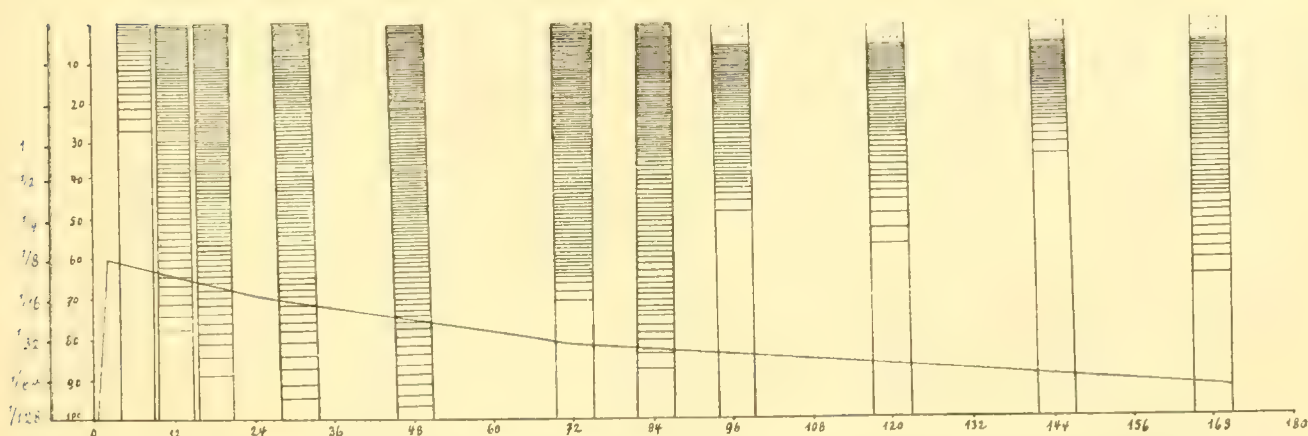



Abb. 8. Trypanblau: Urinkonzentration (blau) und Speicherung in der Niere Die schraffierten Kolumnen symbolisieren die Tubuli contorti in ganzer Ausdehnung, oben Glomerulusende, unten Übergang in die Henlesche Schleife. Gefärbte Teile sind ihrer Intensität nach schraffiert.

Bei Besprechung der ersten Färbungsstadien wurde der Isolationsversuch nicht erwähnt. Tatsächlich war nach $2^1/_2$-stündiger Salzsäureeinwirkung (diese Zeit ist zum Erreichen der Isolierbarkeit notwendig) in den ersten 5 Versuchsstunden in den isolierten Kanälchen noch keine Färbung zu erkennen; ebenso zeigt auch der Vergleich des Isolationspräparates mit dem dicken Gefrierschnitt in späteren Versuchsstadien, dass man stets noch zu dem Befund des Isolationspräparates (s. Figg. 22—25) ein grösseres Quantum hinzuaddieren muss. So enthält beim 30 stündigen Versuche das distalste Ende des Hauptstückes keine erkennbaren Farbstoffmengen, während im Schnitte die Färbung auch diese Teile schon ergriffen hat.

Trypanblau ist eben in Salzsäure nicht völlig beständig. Trotzdem sind die erhaltenen Werte als Vergleichszahlen gut verwendbar und geben in vieler Hinsicht ein klareres Bild über den Verlauf der Färbung als andere Methoden.

## Die feinere Anordnung der Färbung in den Hauptstücken.

Die nachstehenden Protokolle sind der Beschreibung von Gefrierschnitten entnommen, die nach Formolfixation angefertigt wurden. Formalin fixiert den Farbstoff sehr zuverlässig. Zur Kernfärbung wurde stets Alaunkarmin verwandt.

2 stündiger Versuch. An den Kapselteilen der Hauptstücke kann man eben mit Mühe die ersten Granula entdecken. Sie haben eine gleichmässige Gestalt und Lagerung. Die Stäbchen sind sehr schön in der gewohnten dichten Anordnung zu erkennen. Die Granula liegen, wie das auch für andere Farbstoffeinlagerungen früher beschrieben wurde, unter dem Bürstensaum, an dem Innenende der Stäbchenformation. Die Zahl der Granula ist gering. Das Lumen der Anfangsteile der Hauptstücke ist etwas erweitert.

Versuchsdauer $2^1/_2$ Stunden. In den Kapselteilen der Hauptstücke ist die Speicherung schon bedeutend stärker ausgesprochen. Es lässt sich annähernd bestimmen, wieviel Granula in einer Zelle liegen. Zunächst die Lagerung: Hier findet sich zuerst die von Gross (1911) als einzig charakteristisch angesprochene Lagerung: Sehr häufig liegen 3 bis 4 scharf abgegrenzte Granula in einer senkrecht zum Lumen gestellten Reihe und solcher Reihen sind in einer Zelle stets eine Anzahl zu finden (s. Taf. 14, Fig. 29). Sie reichen mit dem einen Ende bis hart an die Basis des Bürstensaumes, mit dem anderen greifen sie bis in das Gebiet der Stäbchen hinüber. Es kann hier keinem Zweifel unterliegen, dass die Granula in diesem Stadium eine gewisse typische Anordnung

haben, die in ihrer Richtung mit derjenigen der Stäbchen übereinstimmt. Nur ist zu beobachten, dass die Ausdehnungsgrenzen beider Gebilde, wie gezeigt, keineswegs miteinander übereinstimmen.

Um mit folgenden Stadien der Färbung Vergleiche zu bekommen, wurde eine schätzungsweise Zählung der Granula in den Zellen vorgenommen. Bei der Zählung wurde der Zellkern als Ausgangspunkt genommen. Es wurden nun bei Ölimmersion und Co-Okular 12 die Granula mit dem Zeichenapparat aufgezeichnet, die beim Durchschrauben durch die Tiefenerstreckung des Zellkerns zu Gesicht kamen. Zur Zählung wurden als entsprechende Gebiete stets die Kapselanteile der Hauptstücke benutzt und von diesen für jedes Tier eine grössere Anzahl günstig getroffener Zellen durchgezählt.

Für dieses Tier ergab sich als Durchschnittszahl für den Raum einer Zelle 10—12 Granula. Es muss dabei noch einmal betont werden, dass diese Zahl nur vergleichsweise Geltung hat, wenn unter möglichst angenäherten Untersuchungsbedingungen bei verschiedenen Tieren gezählt wird.

Für die anschliessenden Teile der Hauptstücke trifft diese Schilderung noch nicht zu. Hier ist sowohl die Zahl wie die Färbungsintensität bedeutend geringer. Auch ist die typische Reihenstellung der Granula noch nicht zu erkennen.

3 stündiger Versuch. Tötung nach Erreichen der Maximalkonzentration im Urin; Tier äusserlich stark blau gefärbt.

In den proximalen, hier in der Färbung wesentlich verstärkten Anteilen hat die Anzahl der Farbstoffkorpuskeln erheblich zugenommen. Die Zahl beträgt im Durchschnitt 18 bis 20 pro Kernbereich (s. beim $2^1/_2$ stündigen Versuch). Mit der Zunahme der Granula erfolgt eine eigentümliche Umlagerung. Die Anordnung ist hierbei schon typisch verschieden, je nachdem das Kanälchen erweitert oder geschlossen ist. Es ergeben sich folgende zwei Haupttypen der Anordnung: Charakteristisch

ist bei erweiterten Kanälchen eine regelmässige Reihe von Granulis zwischen Bürstensaum und Stäbchenanfang, während nur an wenig Stellen Granula in das Gebiet der Stäbchen hineinragen. Reicht dagegen der mittlere Zellteil weiter in das Lumen hinein als die seitlichen, so findet sich vor dem Kern eine grössere ungerichtete Anzahl von Granulis zu einem Haufen vereinigt, während in den seitlichen Teilen die Anordnung der

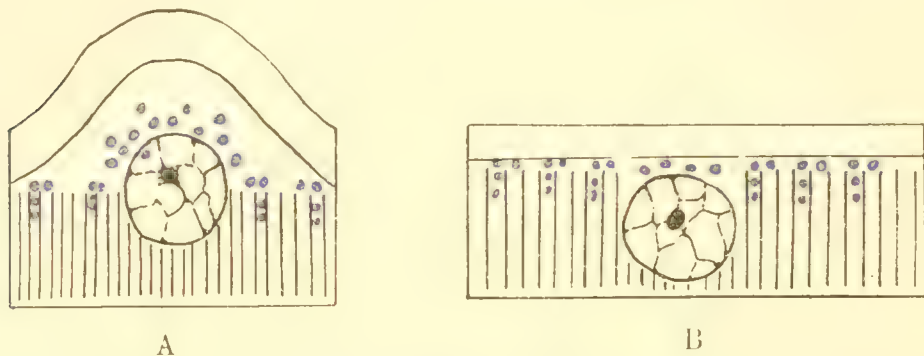



Abb. 9. Schema für die Farbstoffgranulierung nach Trypanblauinjektion, A bei engem Lumen, B bei weitem Lumen.

von A ähnlich ist. Das Auffinden der typischen Lagerung hat grosse Schwierigkeiten bereitet, da man leicht infolge der Schnittdicke durch Schräglagerungen und anderes getäuscht wird.

7 stündiger Versuch. Bei sämtlichen Tieren dieses Stadiums ist bereits eine sehr starke Farbstoffspeicherung in den proximalen Contortusabschnitten eingetreten (s. Taf. 14, Fig. 30). Die Farbstoffgranula haben an Intensität sehr stark zugenommen, aber auch die Zahl ist gewachsen. Die Zählung (s. S. 120) ergibt 28—32 pro Zelle im Kapselteil. Die Lagerung der Granula hat sich insofern verändert, als sie tiefer in das Bereich der Stäbchen gekommen sind. Sie reichen hier schon bis zur peripheren Kontur des Zellkerns. Die Anordnung der Granula schwankt nach der Gestalt der Zellen, denen sie angehören, in demselben Sinne, wie es für die 3 stündigen Versuche geschildert wurde. Hier ist besonders schön zu sehen, wie sie in kleinen Gruppen zusammenliegen, so dass sie etwa

kommaförmig gelagert sind, das dickere Ende liegt etwa am Bürstensaumende der Stäbchen, in die Stäbchen hinein verzweigt sich die Gruppe. An Stellen, wo der Kern das periphere Zellende etwas in das Lumen zu vorbuchtet, ist auch die Granulareihe mit vorgebuchtet. Dicht unter dem Bürstensaum liegen stets noch einzelne nicht in die Gruppierung hineingezogene Granula.

14 stündiger Versuch, Urinkonzentration bei der Tötung noch auf der Höhe. Die Hauptstücke haben in grosser Ausdehnung Farbstoff gespeichert. In den proximalen Teilen derselben ist es bereits zu starken Farbstoffablagerungen ge-

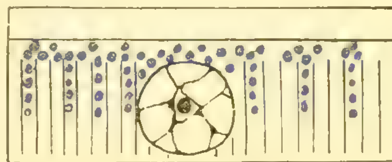


Abb. 10. Schema für die Farbstoffgranulierung, 14 Stunden nach der Trypanblauinjektion.

kommen. Das Lumen der Kanälchen ist etwas erweitert, der Zellenbelag der Wandung hat eine annähernd ebene Oberfläche nach dem Lumen zu. Dementsprechend ist die Anordnung der Granula auffallend regelmässig und folgt dem Schema der Figur (die Granulazone hat sich bedeutend nach der Basis zu ausgedehnt).

An der Oberfläche unter dem Bürstensaum liegt eine Anzahl kleinerer einzeln verstreuter Granula. An Zellen, bei denen sich Kuppen in das Lumen vorbuchten, ist auch hier wieder lumenwärts vor dem Kerne eine besonders starke Anhäufung von Granulis zu bemerken. Doch hierüber ist bei früheren Stadien das Nötige gesagt.

19 stündiger Versuch. Die Keilform der Granulagruppen in den proximalen Hauptstückteilen tritt häufig sehr klar hervor. Die Granula sind hier bereits tief dunkelblau tingiert und

reichen etwa bis zum Äquator des Kernes basalwärts. Nach dem Bürstensaum zu liegen die Granulamassen viel dichter als basalwärts. Die ganze basale Zellhälfte ist auch in den proximalen Schlingen noch völlig frei von Farbeinlagerungen. Durch die starke Gruppenbildung der Granula ergeben sich im ganzen sehr starke Unterschiede in der Granulagrösse. Neben einzelnen sehr kleinen Formen finden sich die beschriebenen viel grösseren keilförmigen Gebilde. Doch zeigt die gebuchtete Oberfläche der letzteren, dass man sie sich durch Zusammenlagerung von kleinen Einzelgebilden entstanden denken muss.

24 stündiger Versuch. Die Farbstoffablagerung im grössten Teil der Hauptstücke bedarf keiner gesonderten Besprechung. Die Kanälchen, in denen ein grösseres Lumen zu erkennen ist, enthalten ihre Farbstoffgranula in schöner regelmässiger Reihenfolge in der oben bestimmten Weise (s. Fig. 32). Besteht ein sternförmiges enges Lumen, so ist die Färbung besonders an Flächenschnitten zellenweise abgegrenzt, d. h. gerade vor den Kernen ist die grösste Anhäufung von Granulis zu erkennen (s. Figg. 35 u. 36), während zwischen den Kerngegenden wenig farbstoffhaltige Korpuskeln liegen.

An den Kapselanteilen der Hauptstücke ist aber schon soviel Farbstoff in den Zellen abgelagert, dass die regelmässige Anordnung der Granula in charakteristischer Weise verändert wird. Hier liegen jetzt Farbstoffmassen von unregelmässigen Formen. Besonders häufig finden sich derartige Massen in der Nachbarschaft der Kerne, wo sie dann fast regelmässig nur z w i s c h e n K e r n u n d B ü r s t e n s a u m liegen. Die Entstehung der Massen aus einzelnen Granulis ist unschwer an Zwischenstadien zu erkennen. Bereits die oben beschriebenen keilförmigen Massen mussten ja ihrer Gestalt nach aus Einzelgranulis entstanden sein. Die jetzt in Rede stehenden Massen zeigen oft noch sehr klar die Entstehung aus mehreren zu-

sammengeklumpten Gruppen-Granulis an. Oft liegt ein grösserer Anteil zwischen Kern und Bürstensaum, von dem aus einzelne Zacken in die Stäbchenregion hineinreichen. Hier ist diese Umformung der Granula erst in den Zellen erfolgt, die unmittelbar an den Glomerulus angrenzen.

55 stündiger Versuch. Urinkonzentration zur Zeit der Tötung bereits gesunken. Farbstoffausscheidung noch im Gange. In den proximalen Abschnitten der Hauptstücke zeigen sich nur geringe Anzeichen von Zellschädigungen. In vielen Zellen der proximalen Hauptstückteile liegen grössere aus Einzelgranulis zusammengesetzte Farbstoffmassen von unregelmässiger Gestalt. Manchmal ist um eine solche Masse ein runder Defekt von Kerngrösse entstanden, woraus man schliessen könnte, dass hier eine Schädigung vorliegt, die die Umgebung der zusammengeballten Farbstoffmassen in ihr Bereich gezogen hat. Die Zellkerne zeigen in den meisten Fällen keine Anzeichen von Schädigung, nur wenn grössere Teile der Zellen sich durch diffuse Imbibition als geschädigt erweisen, finden sich vereinzelt noch verunstaltete Kerne. An den gröberen Farbstoffmassen erkennt man eine diffus imbibierte Grundlage mit intensiv undurchsichtig gefärbten Granulaeinlagerungen. Die diffuse blaue Grundlage dürfte als geschädigtes Protoplasma aufgefasst werden, in das die nunmehr dicht gedrängten Granula zusammengesickert sind. An den distalen Kanälchenabschnitten sind überall Farbstoffablagerungen eingetreten, die in hellblauen wenig zahlreichen Granulis eine regelmässige Anordnung zeigen. Vereinzelt sind blaugranulierte Bindegewebszellen zwischen den Kanälchen anzutreffen.

70 stündiger Versuch. Sinken der Urinkonzentration zwischen 51 und 70 Stunden. Beginnender Rückgang der Speicherung. An den trichterförmigen Anfangsteilen der Tubuli contorti ist die Granulierung auffallend regelmässig, doch finden sich eine Anzahl Gruppen zusammengeklumpter Granula,

während das Protoplasma der Zellen farblos ist. Ganz regelmässig ist der Teil der Zellen zwischen Kern und Zellenbasis frei von Farbstoffgranula. Die anschliessenden Schlingen der Hauptstücke jedoch enthalten ganz gewaltig viel Farbstoff, so dass die ganzen Zellen einen graublauen Ton angenommen haben.

Vorwiegend in grösseren strukturlosen Tropfen zusammengeklumpt, zeigen auch die kleinen Farbstofftropfen unregelmässige Gestalten. Die Kerne zeigen noch normale Gestalt und Struktur. Doch machen die gesamten Zellen — insbesondere aus der starken diffusen Färbung geht es hervor — einen schwer geschädigten Eindruck. An Stellen, wo die Klumpung noch nicht zu weit vorgeschritten ist, liegen die Granula rings um den Zellkern herum, so dass man häufig bei Ansichten von der Fläche den Kern in allen Richtungen von Granulis umgeben findet. Andere Stellen zeigen Übergangsformen, dichte dunkelblaue Kappen sitzen den Kernen auf, so dass es durchaus den Eindruck macht, dass gerade um den Kern herum die Tendenz zur Konfluenz der Farbstoffmassen am grössten ist.

Im Bindegewebe zwischen den Kanälchen liegen vereinzelte Zellen mit feiner blauer Granulierung, ähnlich gestaltet den v. Kupfferschen Sternzellen der Leber. An vielen Kanälchen, auch solchen mit starker Farbstoffbeladung, ist die Stäbchenstruktur an den Zellen gut zu erkennen. Auch der Bürstensaum ist selbst in Kanälchen, die sonst schon Zeichen der Degeneration zeigen, oft streckenweise gut zu erkennen. Sehr auffällig und schwer zu erklären ist die geringere Inanspruchnahme der Kapselanteile des Hauptstückes. Es unterliegt aber keinem Zweifel, dass die degenerierten Zellen hier prozentual weniger häufig sind als in den angrenzenden Schlingen. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, dass ein Teil der Zellen die abgestorbenen Teile ihres Protoplasmas abgestossen hat, doch lässt sich aus dem Präparat ein Beweis dafür nicht erbringen.

In distalen Teilen der Hauptstücke sind die Granulaablagerungen in derselben regelmässigen Anordnung wie bei den anderen Versuchen. Es ist ganz deutlich, dass sie viel heller sind als in entsprechenden Teilen auf der Höhe der Speicherung.

98 stündiger Versuch. Rückgang der Speicherungsfärbung. In den Kapselteilen der Tubuli contorti zeigt sich ein sehr wechselndes Bild. Auch hier finden sich Zellen, die ganz unförmige Farbstoffklumpen in sich bergen neben solchen, die ein äusserst zierliches Bild schön geformter und regelmässiger Granula darbieten. In der Umgebung der Glomeruli liegen stets eine mehr oder weniger grosse Zahl von Kanalschnitten mit durchweg schwer veränderten Zellen; zwar sind die Kerne gut erhalten, aber das Protoplasma zeigt besonders in den dem Bürstensaum benachbarten Teilen meist eine diffuse Blaufärbung, und die eingelagerten Farbstoffmassen sind zu den bizarrsten Formen zusammengeballt. Diese Massen bevorzugen immer noch die dem Lumen zugewandten Teile der Zelle, sind aber auch nach der Basis zu weit ausgedehnt. Nicht selten ist das Lumen der Kanälchen erweitert; dann tritt der Bürstensaum als solcher besonders stark hervor und lässt eine sehr deutliche fast zilienartige Streifung erkennen. Neben solchen Kanälchen liegen nun in allen Graden der Granulafüllung Quer- und Schrägschnitte distaler Hauptstückanteile, in ihnen folgt die Granulaanordnung durchaus den für frühere Ausscheidungsphasen erkannten Normen.

120 stündiger Versuch. Starke Abnahme der Speicherungsfärbung. Stellen starker Zellenzerstörung sind nicht aufzufinden, vereinzelte zugrunde gegangene Zellen, die blau gefärbt sind, liegen in sonst ungefärbten Kanälchen im Lumen. In den proximalen Teilen liegen stellenweise die Farbtropfen zu dichten Gruppen zusammen, aber zusammengeklumpte Formen sind selten aufzufinden. Wenn auch die Grösse der Tropfen stark variiert, so haben sie doch meist eine vollkommen kugelige

Gestalt, besonders in den Kapselanteilen ist meist die Granulierung sehr zart; hier sind gröbere Farbeinlagerungen selten.

147 stündiger Versuch, weitere Abnahme der Speicherungsfärbung. Die Tubuli contorti zeigen in ihrem Kapselteil eine fast durchgehende sehr regelmässige und feine Granulierung wie im Anfang der Ausscheidungszeit (s. Fig. 37).

Nur vereinzelte gröbere Farbstoffklumpen zeigen, dass man es mit einem vorgerückteren Stadium des Prozesses zu tun hat. In den anschliessenden Abschnitten muss das Charakteristische in einer grossen Unregelmässigkeit der Färbungserscheinungen gesehen werden (s. Fig. 37). Fast stets enthält ein und derselbe Kanalquerschnitt Zellen von der verschiedensten Färbungsintensität nebeneinander; von völlig farblosen Zellen bis zu solchen, bei denen eine übermässig starke klumpige Farbstoffbeladung vorliegt. Nirgends aber Kerndegeneration, nirgends stärkere Diffusfärbung des Protoplasmas. Auch ist die Stäbchenstruktur ausgezeichnet zu erkennen. Das Lumenende der Zellen zeigt die charakteristische Vorwölbung, wodurch die verzweigte Form des spaltförmigen Lumens sehr gut zutage tritt.

## Farbstoff in den übrigen Teilen der Niere.

In einem einzigen Versuche mit Trypanblau glaube ich im Isolationspräparat einer auf der Höhe der Färbung getöteten Maus eine Spur von Färbung in den Schaltstücken gesehen zu haben. Doch konnte ich dieses Resultat auf dem Schnittbilde nicht bestätigen. In allen anderen Versuchen konnte niemals in einem Schaltstück gespeicherter Farbstoff nachgewiesen werden. Ich glaube deshalb, dass vielleicht auf der Höhe der Nierenspeicherung manchmal im Schaltstück Farbstoff eingelagert werden kann. Im allgemeinen aber beteiligt sich das Schaltstück nicht sichtbar an dem Farbstofftransport.

An den Ausmündungsteilen der Sammelrohre auf der Höhe

der Papille nehmen immer eine Anzahl Epithelkerne Farbstoff auf. Das sind abgestorbene Kerne. Über Farbstofftransport durch diese Zellen sagen solche Bilder nichts aus. In allen anderen Teilen der Nierenkanälchen ist niemals, auf keinem Versuchsstadium eine Färbung zu erkennen.

### Farbstofftransport und Zellstruktur nach Altmannpräparaten.

3 stündiger Versuch. Die Struktur der Hauptstücke bietet nichts Aussergewöhnliches dar. Die Stäbchen sind sehr gut als solche fixiert. An günstigen Schnitten lassen sich sehr wohl die Regionen der Stäbchen, die bis an die Höhe des Kernes hinaufreichen, trennen von einer supranucleären Zone, die mit feinen und gröberen rotgefärbten Granulis erfüllt ist. Diese sitzen in Höhe des Kernes oft recht dicht. In den proximalen Hauptstückanteilen liegen, teilweise in die Stäbchenregion hineinreichend, graugrünliche Tropfen, die in der Anordnung mit den Farbstoffgranulis der Gefrierschnitte grosse Ähnlichkeit haben.

Das Lumen der proximalen Hauptstücke ist ausnahmslos völlig geschlossen. Das Innere der Kanälchen wird völlig von den Zellenkappen eingenommen, zwischen denen keine Grenze zu erkennen ist. Auch ist eine Streifung hier nicht zu erkennen.

7 stündiger Versuch. Die Hauptstücke sind etwas erweitert, zumal die proximalen Anteile. An vielen Kanälchen tritt der Bürstensaum sehr deutlich hervor. In der Stäbchenstruktur ist eine Veränderung nicht zu bemerken. Besonders an etwas dickeren Schnitten (3 μ) bieten sie in der bekannten regelmässigen Anordnung das normale Bild. In dem supranucleären Protoplasma wird das Bild durch zahlreiche Lücken im Protoplasma beherrscht, die in ihrem Inneren ein lichtblaues Körperchen bergen. Diese Lücken haben in ihrer Anordnung eine grosse

Ähnlichkeit mit den vital gefärbten Granulis und sind möglicherweise durch diese hervorgerufen. Teilweise reichen solche Lücken auch zwischen die Stäbchen hinein, und zwar auffälligerweise gerade in solchen Kanälchen, die die dichtesten Stäbchenreihen besitzen und also dem proximalen Anteil des Hauptstückes entsprechen.

10 stündiger Versuch. Das Lumen des Hauptstückes ist vielfach ziemlich stark erweitert. Die Stäbchen sind überall gut erhalten. Die vorher beschriebenen Lücken sind hier nicht zu erkennen. Aber die supranucleäre Protoplasmazone ist dicht mit graublauen Granulis durchsetzt, die zwischen den roten Zellgranulis liegen. Vielfach sind graublaue Granula bis zwischen die Stäbchen gelangt. Es ist nicht zu entscheiden, ob sie Teile der Stäbchen sind oder ob die Stäbchen an solchen Stellen auseinander gewichen sind.

Der Bürstensaum ist an vielen Kanälchen ausgezeichnet zu erkennen und ist deutlich gestreift. Das Lumen ist meist mit einer strukturlosen grob vacuoligen Masse erfüllt.

12 stündiger Versuch. Die histologischen Details stimmen mit denen des vorigen Versuchs völlig überein, es ist nur eine deutliche Zunahme der blaugrauen Granula zu konstatieren, die übrigens in ihrer Anordnung so völlig denen der entsprechenden Gefrierschnitte gleichen, dass wir in ihnen sicherlich die Stellen vor uns haben, in denen diese sitzen.

25 stündiger Versuch. Das Lumen der Hauptstücke ist völlig verklebt, die Stäbchenstruktur gut erhalten, die blauen Granula, deren Farbe jetzt viel intensiver ist und sehr deutlich hervortritt (s. Fig. 37), sind teilweise (in den proximalen Abschnitten) in kleinen Gruppen vorwiegend supranucleär angeordnet und haben damit wieder eine überraschende Ähnlichkeit mit dem Gefrierschnittbild. In distaler gelegenen Kanälchen liegen sie schön regelmässig in der supranucleären Protoplasmazone.

Vom Bürstensaum ist nur in seltenen Fällen eine Andeutung zu erkennen; dann besteht in dem granulafreien Protoplasma, das allseitig an andere Zellen angrenzt, eine leichte Streifung, die auch das Fuchsin etwas zurückgehalten hat.

51 stündiger Versuch. Sämtliche Abschnitte der Hauptstücke zeigen nur Andeutungen eines Bürstensaumes. Die fuchsinophilen Granula haben in den Anfangsteilen sowohl wie in den distaleren Partien eine deutliche Stäbchengestalt. In den am dichtesten mit Granulasubstanzen erfüllten Kanälchen (proximale Anteile) liegt mindestens in jeder Zelle eine grosse fast die halbe Zelle ausfüllende granulafreie Stelle neben dem Kern. Darin liegen unregelmässig gestaltete grünlichblaue Massen. Der Vergleich mit dem Gefrierschnitt schliesst allen Zweifel aus, dass es sich hier um die Stellen handelt, die beim Formolpräparat den vitalen Farbstoff enthalten. Diese Partien haben also die Färbbarkeit mit Fuchsin eingebüsst. Nicht in allen Kanälchenquerschnitten ist eine genaue Lokalisation möglich. An solchen Stellen, wo die Stäbchen genau längs getroffen sind, liegen die blauen Farbstoffmassen deutlich zwischen den Stäbchen. Es ist aber nicht zu entscheiden, ob die Stäbchen, die vorher hier gelegen haben, nunmehr beiseite gerückt sind oder ob sie an diesen Stellen zugrunde gegangen sind. An weniger dicht mit Stäbchen versehenen Kanälchen sind auch die blauen Granula regelmässiger angeordnet.

97 stündiger Versuch. In den proximalen Hauptstücken liegen die mehrfach beschriebenen, intensiv blaugefärbten Massen. Die grossen Massen nehmen hier oft in den Zellen einen Raum ein, der annähernd der Grösse eines Zellkerns entspricht (s. Fig. 38). Dazwischen ist aber die Stäbchenregion auch von kleineren Granulagruppen durchsetzt. Die kleineren Granula haben einen hell bläulichen Farbenton. Die Stäbchen selbst sehen wie zerfressen aus, so dass sie oft in ein basales und ein peripheres Ende zerteilt erscheinen.

120 stündiger Versuch. Wegen schlechter Fixation ist über die Zellstruktur nichts auszusagen. Die Farbstoffmassen in den proximalen Hauptstückteilen sind sehr klar zu erkennen, sie haben bizarre Formen. Auch kleine Granula sind zu erkennen. Auffallend ist die Armut der Kapselzellen an Farbstoff.

171 stündiger Versuch. In den proximalen Hauptstückanteilen fallen die dicken Farbstoffmassen sehr auf. Sie liegen in scharf begrenzten Vacuolen, was vielleicht auch auf die Eigentümlichkeit der Fixierung zurückzuführen ist. Jedenfalls zeigt die völlige Resistenz gegen Fuchsin, dass die normale Färbbarkeit in den mit Farbstoff beladenen Protoplasmaanteilen völlig geschwunden ist. Ausser den intensiv dunkel gefärbten Massen liegen aber zwischen den Stäbchen auch noch hellere blaugrünliche Granula, ganz dicht von den fuchsinophilen Stäbchen umschlossen. Von einer etwaigen granulären Auflösung der Stäbchen ist nichts zu erkennen. Allerdings bieten nur wenig Kanälchenquerschnitte der proximalen Enden ein vollständiges Stäbchenbild dar. Es darf aber nicht vergessen werden, dass gerade die Stellen, wo die Stäbchen am dichtesten liegen, für eine günstige Schnittrichtung am wenigsten erhoffen lassen. Fällt der Schnitt nicht vollkommen parallel der Stäbchenstreifung, so bekommt das Bild sofort eine granuläre Struktur, sowie sich die abgeschnittenen Enden der Stäbchen schräg überlagern. Das ist das häufigste Bild, das getroffen wird. Niemals aber gelingt es, ausser in offenkundig veränderten Zellen, eine richtige distinkt granuläre Auflösung der Stäbchen zu finden. In den distalen Hauptstückanteilen mit ihrer lockerer angeordneten Stäbchenstruktur kommt die letztere viel öfter gut zum Ausdruck.

An den Gefässzutrittsstellen der Glomeruli liegen sehr häufig Bindegewebszellen mit grossen fuchsinophilen Granulis.

## Zusammenfassung der Versuche mit Trypanblau.

Trypanblau wurde an einer grossen Zahl von Versuchstieren erprobt. Es verteilt sich ziemlich rasch in starker Konzentration im Blute; diese Konzentration erreicht im Nierenblut zeitweise fast die Originalkonzentration. Die Urinausscheidung setzt sehr rasch nach der subkutanen Injektion ein. Gemäss der Dialyse eines roten Farbstoffes aus der Originalfarblösung erscheint zuerst ein roter Urin, dem aber bald in geringer Konzentration blauer Farbstoff beigemengt ist. In 10 bis 14 Stunden ist keine erkennbare Rotfärbung des Urins mehr vorhanden, die Urinfarbe schlägt allmählich in einen grünlichblauen Ton um. Das Maximum der Farbstoffkonzentration im Urin entspricht für die blaue Hauptkomponente annähernd der einer 8—15 mal verdünnten eingespritzten Lösung. Diese Konzentration wird durchschnittlich 48 Stunden beibehalten. Nach dieser Zeit ist im Mittel der Versuche schon ein Rückgang der Speicherungsfärbung zu erkennen. Die Entfärbung in der Niere nimmt den umgekehrten Verlauf wie die Zunahme der Färbung.

Der Farbstoff ist in kleinen Korpuskeln gespeichert, die nur dann zu grösseren Gebilden zusammengeschlossen werden, wenn die Zellen übermässig mit Farbstoff beladen sind (proximale Gebiete). Meist ist dann Zellschädigung zu beobachten (zirkumskripte Diffusfärbung bis Kerndegeneration). Im Entfärbungsstadium verlieren die Kapselanteile der Hauptstücke bereits ihre grossen Farbstoffmassen (wahrscheinlich durch teilweise Abstossung der geschädigten Teile). Sie sind dann auffallend schwach gefärbt.

In Altmannpräparaten bleibt der Farbstoff erhalten. Die Farbstoffgranula werden nicht mit Fuchsin gefärbt. Kleine Granula scheinen zwischen den Stäbchen zu liegen. Grosse klumpige Farbstoffmassen liegen in stäbchenlosen Bezirken (Zerfall der Stäbchen als Folge der Schädigung?). An solche Farb-

stellen anstossende Protoplasmateile zeigen unveränderte Stäbchen. Im übrigen wurde keine Schädigung der Nierenstruktur beobachtet.

### 9. Versuche mit Nigrosin wasserlöslich.

Konstitution. Die wasserlöslichen Nigrosine entstehen aus den alkohollöslichen durch Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure, wodurch Sulfosäuren entstehen, deren Natriumsalze die Nigrosine sind. Die spirituslöslichen Nigrosine wiederum gehören der Gruppe der Induline zu, und zwar werden sie durch Einwirkung von Anilin auf Nitrobenzol oder Nitrophenol gewonnen.

Dialysierversuch. Aus der graublauen Farblösung dialysiert gegen Wasser ein rotviolettes Dialysat. Von der eigentlichen graublauen Farbe scheint nichts in das Dialysat überzugehen. Sein Diffusionsvermögen scheint demnach jenseits der Grenze, die durch den Dialysierschlauch gegeben ist, zu liegen.

#### Allgemeine Angaben über die Verteilung im Körper.

Die blauviolette und die schwarzgraue Komponente des Farbstoffes verteilen sich relativ unabhängig voneinander. Aus Tieren, die bis zu 24 Stunden nach dem Beginn des Versuches getötet werden, zieht im Formalin mehr oder weniger violetter Farbstoff aus. In späteren Versuchsstadien zieht kein Farbstoff aus; ein Beweis, dass hier gelöster violetter Farbstoff nicht mehr existiert.

Nur der blauschwarze Farbstoff wird gespeichert von denselben Zellen, die alle von mir untersuchten Farbstoffe im Körper speichern.

Die Speicherung beginnt relativ schnell, nimmt aber langsam bis zu sehr grossen Werten zu.

Die Hauptkomponente des Farbstoffes ist noch sehr lange (Maximum der Untersuchung nach 8 Tagen) an der Injektionsstelle nachweisbar, zum Zeichen, dass sie nur sehr wenig von der Blutbahn transportiert wird.

### Die Urinausscheidung.

Auch im Urin haben beide Komponenten einen getrennten Verlauf.

Die rotviolette Komponente erscheint schon nach $^1/_4$ Stunde und besitzt nach $^1/_2$ Stunde bereits einen tiefdunklen Ton (s. Figg. 8—10, 13). Ihr ist von Anfang an ein bläulicher Farbstoff beigemengt. Dieser beherrscht bereits nach 6 Stunden den Farbenton in einer Konzentration 1:6 der Dichte der Originallösung (die violette Beimengung wurde in wesentlich höherer Konzentration ausgeschieden). Schon nach 8 Stunden sinkt die Konzentration auch der blauen Komponente auf 1:10. Nach 24 Stunden ist der Urin schon sehr hell, obwohl in der Injektionsstelle noch sehr viel Farbstoff vorhanden ist. Im weiteren Verlaufe der Beobachtung sinkt bis zu 36 Stunden die Konzentration noch mehr und bleibt bis nach 8 Tagen auf diesem Minimum der Ausscheidung bestehen.

### Ausbreitung und Anordnung der Färbung in den Hauptstücken.

$2^1/_4$ stündiger Versuch. Die Farbeinlagerung in den Hauptstücken hat schon begonnen; in hell graublauer Färbung heben sich die proximalen Hauptstückanteile von den übrigen ungefärbten Kanälchenquerschnitten des Nierenlabyrinthes ab.

4 stündiger Versuch. Die Kapselbekleidungsepithelien der Hauptstücke sind stark mit Farbstoff beladen und heben sich von den hier schon mit beträchtlichen Farbstoffeinlagerungen versehenen proximalen Kanälchenteilen ab. Auch die mittleren

Teile der Hauptstücke zeigen eine, wenn auch zarte Beladung mit Farbstoff.

17 stündiger Versuch. Die Färbung ist bedeutend angewachsen. Lange Strecken der proximalen Hauptstückabschnitte sind jetzt so stark gefärbt, wie im vorigen Versuche nur die Kapselanteile. Entsprechend hat sich die Färbung auch in distaler Richtung ausgedehnt. In diesem Versuch ist die maximale Färbung erreicht.

48 stündiger Versuch. Die Farbeinlagerung ist nur mehr sehr schwach. Nur die proximalen Teile der Hauptstücke enthalten noch grössere Farbstoffmengen. In ihnen hat die Regelmässigkeit der Anordnung insofern gelitten, als auch klumpige Granulaformen vorkommen.

146 stündiger Versuch. Das Färbungsbild ist hier vollkommen verschieden von den vorigen Versuchen. Alle im Nierenlabyrinth gelegenen Ausschnitte von Hauptstücken sind mit einer äusserst zarten fein granulären Farbeinlagerung versehen. Wohl lässt sich ein Unterschied in der Färbungsintensität zwischen proximalen und distalen Kanälchenteilen erkennen, er ist aber lange nicht so stark wie in den vorigen Stadien. Vorwiegend in mehr proximal gelegenen Kanälchenteilen liegen abgestorbene mit Farbstoff unregelmässig, aber stark beladene Zellen im Lumen.

Die grosse Gleichmässigkeit der Färbung deutet darauf hin, dass es sich hier um das Speicherungsresultat eines von der in den ersten 48 Stunden gespeicherten Farbkomponente verschiedenen Stoffes handelt. Das Resultat bestätigt somit die aus dem Befund der Urinausscheidung gewonnene Vorstellung.

### Anordnung der Farbstoffgranula in den Zellen.

$2^1/_4$ stündiger Versuch. Die Granulierung ist noch so hell, dass eine genauere Analyse der Granulalagerung nicht möglich ist.

4 stündiger Versuch. Bemerkenswert ist, dass die Granula hier noch regelmässig in einer Reihe stehen und bis an die dem Innern zugekehrten Enden der Stäbchen reichen. Die Anordnung ist eine sehr zierliche und regelmässige. Die Zellen machen einen durchaus normalen Eindruck. Die Region der Stäbchen und des Flimmersaumes ist gut erhalten. Das Lumen ist meist mässig weit offen. An den distalen Kanälchensystemen ist Bemerkenswertes nicht zu erkennen.

17 stündiger Versuch. In den proximalen Dritteln der Hauptstücke ist die Färbung in der bekannten granulären Form. Sehr schön distinkt liegen die Granula dort zusammengehäuft um die Lumenseite des Kernes. Es ist aber noch keine Klumpung eingetreten. Die Stäbchenzeichnung ist sehr gut zu erkennen. Der gestreifte Saum ist nicht zu erkennen.

48 stündiger Versuch. Die Zartheit der Färbung erschwert die Beurteilung. In proximalen Teilen (dicht am Glomerulus) sind teilweise grössere unregelmässig gestaltete Formen gelagert. In anderen Kanälchen ist die Färbung sehr regelmässig.

146 stündiger Versuch. Das Bild, das die einzelnen Kanälchen darbieten, ist sehr wechselnd. In einzelnen Zellen sind enorme Farbstoffmengen gespeichert. Die Granula sind intensiv schwarz, in geringerer Konzentration grau, ohne jede blaue Beimengung. In erweiterten Kanälchen ist eine sehr schöne Reihenstellung der Granula zu erkennen (s. Fig. 44), während enge Kanälchen mehr Klümpchen von Granula in ihren Zellen bergen. (Siehe darüber das bei Trypanblau Gesagte.)

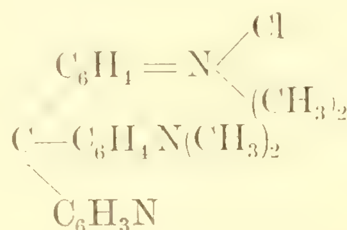
### Zusammenfassung der Versuche mit Nigrosin.

Aus der Urinausscheidung, der Verteilung in der Blutbahn und dem Verlauf der Speicherung ergibt sich, dass in der verwandten Nigrosinlösung zum mindesten 3 Komponenten enthalten sind. Von ihnen ist die diffusibelste violett gefärbt und durchwandert in starker Konzentration den Dialysierschlauch.

Die Anwesenheit der zwei anderen Komponenten ergibt der biologische Versuch. Die Ausscheidung der blauen Komponente erfolgt in den ersten 48 Stunden, sie wird gespeichert und erreicht nach 17 Stunden den Höhepunkt der Speicherung. Nach 48 Stunden ist dieser Farbstoff im wesentlichen aus der Niere entfernt. Über lange Zeit hinaus und nur in minimaler Konzentration erfolgt die Ausscheidung der letzten grauschwarz gefärbten Komponente. Sie wird sehr langsam durch das Blut transportiert und sehr stark im Körpergewebe gespeichert. Sie verursacht eine Speicherung in der Niere, die durch ihre geringe Differenzierung in proximalen und distalen Anteilen der Hauptstücke sich von der Speicherung der blauen Komponente unterscheidet. Auch der Farbton der Granula ist etwas, wenn auch nicht stark, in beiden Fällen verschieden.

### 10. Versuche mit Pyrrholblau.

Konstitution. Goldmann (1909) entnehme ich die folgende von Ehrlich festgestellte Konstitutionsformel:




Es entsteht durch Kondensation von Tetramethyldiaminobenzhydrol und Pyrrhol. Es wurde stets in 1%iger wässeriger Lösung nach Goldmanns Vorschrift subkutan angewandt.

Dialysierversuch. Das Dialysat des Pyrrholblau bleibt dauernd farblos. Der Farbstoff ist demnach als hochkolloidal aufzufassen.

Allgemeine Angaben über die Verteilung des Pyrrholblau im Körper.

Den ausserordentlich exakten und eingehenden Untersuchungen Goldmanns habe ich nichts Neues hinzuzufügen.

Ich möchte nur darauf hinweisen, dass bei Pyrrholblau die Überführung des Farbstoffes ins Blut sehr langsam vor sich geht. Das lässt sich schon aus der äusserst langsam eintretenden Färbung der äusseren Hautpartien des lebenden Tieres erkennen. Erst nach 24 Stunden wird die Bläuung des Tieres deutlich. In meinen Versuchen war nach 30 Stunden das Blutplasma noch hell, nach 48 Stunden hatte es aber schon die maximale Konzentration, die überhaupt angetroffen wurde. Sie liegt nicht viel unter der Farbintensität der Originallösung: Das Blutplasma ist tiefblau gefärbt.

Ebenso langsam wie die Verteilung im Blute erfolgt die Aufnahme in die speichernden Bindegewebszellen, über deren Färbungserscheinungen ich ganz auf Goldmanns Arbeiten verweise.

Die Vitalfärbung der Mäuse mit Pyrrholblau ist besonders „echt". Goldmann konnte mit der Injektion von 1 ccm Farblösung die Färbung 10 Monate lang erhalten finden.

## Die Urinausscheidung.

Der Urin von Pyrrholmäusen beginnt erst nach 10 bis 15 Stunden etwas Farbstoff zu enthalten. Die Konzentration

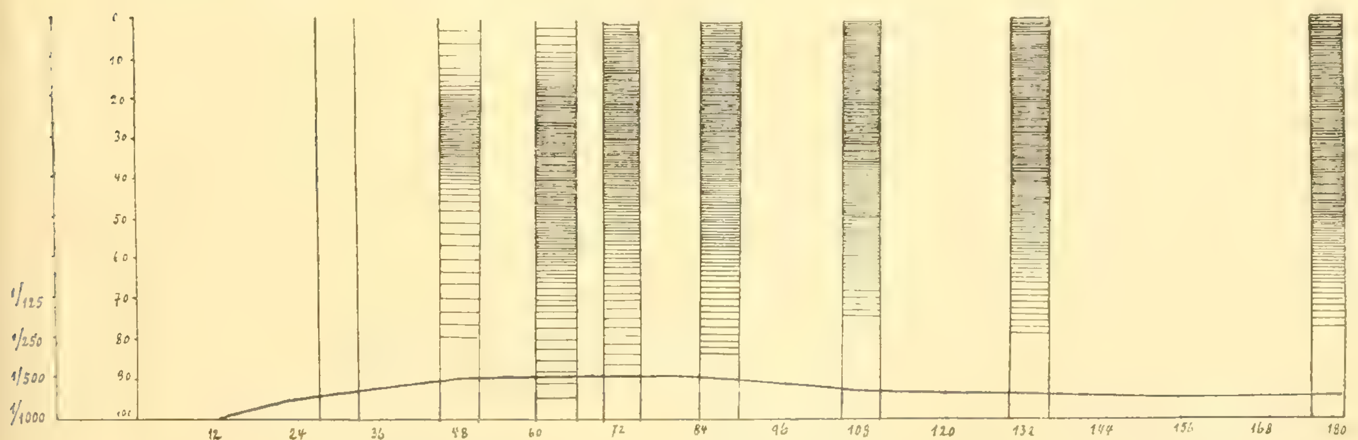



Abb. 11. Urinkonzentration (blau) und Speicherung in der Niere. Die schraffierten Kolumnen symbolisieren die Tubuli contorti in ganzer Ausdehnung, oben Glomerulusende, unten Übergang in die Henlesche Schleife. Gefärbte Teile sind ihrer Intensität nach schraffiert.

ist aber andauernd so gering und gleichmässig, dass von einem Maximum nicht wohl die Rede sein kann. Immerhin ist vom 2.—5. Tage die Konzentration etwas höher als später. Dieser Befund ist besonders in Hinsicht auf das Verhalten des Blutes auffällig (s. Abb. 11).

### Anordnung und Verlauf der Nierenfärbung.

Pyrrholblau verträgt die Isolation mit Salzsäure sehr gut. Die aufgefundenen Resultate sind in Tab. Abb. 11 zusammengestellt. Ein erster Speicherungsbeginn wurde nach 30 Stunden aufgefunden — 24 stündige und noch kürzer dauernde Versuche zeigten noch keine Färbung. Im 30 stündigen Versuch war die Färbung noch so gering, dass über ihre Anordnung Näheres nicht ermittelt werden konnte. Im ganzen war der Färbungsverlauf nicht so regelmässig, wie bei anderen Farbstoffen. In einem 64 stündigen Versuch wurde eine auffallend starke Färbung gefunden, in einem 135 stündigen Versuche eine auffallend schwache Färbung. In dem letzterwähnten Falle kreiste auch auffallend wenig Farbstoff im Blute.

In den übrigen Versuchen ward eine dauernde Zunahme der Färbung bis 180 Stunden gefunden. Den Stadien der Entfärbung wurde in diesen Versuchen nicht nachgegangen.

Besonders auffallend war in den ersten 4 Tagen des Versuches übereinstimmend die Anordnung der Färbung. Abweichend von den anderen der Isolationsmethode zugänglichen Farbstoffen (und allen übrigen stark und rasch gespeicherten Stoffen) lag hier die maximal gefärbte Partie des Kanälchens mehr in den mittleren Teilen der Hauptstücke: Erst allmählich (nach dem 4. Tag) gleicht sich dieses Verhalten aus. Aber dann ist im isolierten Kanälchen sowohl wie in den Schnittbildern die gleichmässig über fast die ganze Länge der Hauptstücke reichende Färbung auffallend. Es gibt hier keine starken Differenzen mehr, wie solche regelmässig bei anderen Farbstoffen anzutreffen waren.

## Feinere Anordnung der Farbstoffgranula in den Zellen.

48 stündiger Versuch. Die Farbstoffgranula liegen ausschliesslich in der dem Lumen zugewandten Hälfte der Zelle und lassen den Bürstensaum vollkommen frei. Die Einzelgranula sind sehr klein und scharf begrenzt. Die maximal beladenen Teile, die ja hier, wie der Isolationsversuch ergab, den mittleren Hauptstückabschnitten entsprechen, sind bereits mit zahlreichen Farbstoffgranula beladen. In engen Kanälchen, deren Lumen Sternform besitzt, liegen die Granula in einem Haufen vereinigt in dem supranucleären Protoplasma.

64 stündiger Versuch. In den meisten Kanälchen des Nierenlabyrinthes sind schon Granula deponiert. In der Intensität der Beladung sind nur sehr geringe Unterschiede zu bemerken. Das Lumen der Harnkanälchen ist fast durchweg geschlossen. Die Granula sind unregelmässig angeordnet, eine Reihenstellung fehlt.

72 stündiger Versuch. Bei schwacher Granulierung in dem grössten Teil der Tubuli contorti haben eine Anzahl derselben auffallend viel Farbstoff gespeichert. Die Speicherungsgranula sind im übrigen ebenso angeordnet wie bei den vorigen Versuchen (s. Fig. 45). Zu erwähnen ist, dass vereinzelt in den Glomerulis zwischen den Blutgefässschlingen eine granulierte Bindegewebszelle angetroffen wird.

88 stündiger Versuch. Die Farbstoffanordnung ist in den einzelnen Kanälchensystemen sehr gleichmässig. Nur einzelne Kanälchen zeichnen sich durch starke Beladung mit Farbstoff aus. Die Granulierung der Zellen ist in proximalen und distalen Teilen sehr gleichförmig.

183 stündiger Versuch. In proximalen Hauptstückteilen ist die Farbstoffanordnung verändert. Hier liegen teilweise eine Anzahl von Granula zu Gruppen vereinigt, teilweise sind sie vollkommen zu unregelmässig gestalteten gröberen Farbstoff-

massen zusammengetreten. In den anschliessenden mittleren Teilen der Hauptstücke ist die Zahl der eingelagerten Granula sehr gross, die Gestalt fein und regelmässig. Hierdurch ist das Bild der Gesamtfarbstoffbeladung in proximalen und mittleren Teilen der Intensität nach nicht sehr verschieden.

Zusammenfassung der Pyrrholblauversuche.

Pyrrholblau dialysiert nicht, es verteilt sich nach der Injektion langsam aber bis zu starker Konzentration im Blute. In auffallendem Gegensatz dazu steht die minimale Konzentration des Urins, die niemals über 1:500 der Konzentration der Originallösung ansteigt. Der geringe Farbstoffdurchtritt durch die Niere genügt bei diesem Farbstoff schon, um eine beträchtliche, wenn auch nur langsam ansteigende Färbung in den Hauptstücken hervorzubringen. Dabei nehmen zunächst die mittleren Partien der Hauptstücke die grössten Farbstoffmengen auf, distale und proximale Teile sind weniger beteiligt. Später gleicht sich der Unterschied mehr aus, es resultiert eine über den grössten Teil der Tubuluslänge ausgebreitete gleichmässige Farbstoffbeladung. Der $7^1/_2$ tägige Versuch zeigt in den proximalen Hauptstückanteilen eine Granulaverschmelzung.

### 11. Versuche mit Diamingrün B.

Diamingrün B wurde von Höber 1909 zu Versuchen an Froschnieren angewandt. Es wird von ihm als Suspensionskolloid bezeichnet.

Dialysierversuch. Das Dialysat bleibt wochenlang frei von grünem Farbstoff. Dagegen dialysierte bei meinem Präparat in allen Versuchen im Verlaufe der ersten 24 Stunden ganz allmählich ein rotviolett gefärbter Stoff heraus (s. Fig. 2), der durch seine Verteilung auf die 50fache Wassermenge nur eine hellrote Färbung des Dialysats verursacht. Schon nach

2 Stunden ist der Durchtritt an der Rötung der Schlauchaussenseite erkennbar. Der Farbenton stimmt recht gut mit dem Farbenton zusammen, den man durch Zusatz konzentrierter Schwefelsäure zu dem Originalfarbstoff erhält. Vermutlich ist der rote dialysierende Farbstoff also ein Abkömmling des Diamingrün.

Unterwirft man nach einer Woche die im Schlauch zurückgebliebene Farblösung einer zweiten Dialyse, so ist an dem Dialysat eine Färbung kaum mehr zu erkennen. Ich schliesse daraus, dass die Menge der roten Komponente nur gering ist, und die letztere ziemlich leicht permeïert. Handelte es sich ebenfalls um einen schwer dialysierenden Körper, so müsste das zweite Dialysat ähnlich stark gefärbt sein wie das erste.

## Allgemeine Beziehungen zu den Körpergeweben der Versuchstiere.

Diamingrünbehandelten Tieren ist in den ersten Versuchstagen von einer Verfärbung nichts anzumerken, ein Zeichen, dass im Blut nur ganz minimale Farbstoffspuren zirkulieren. Dass man im Blute keine Färbung erkennt, beruht nicht auf einer Zerstörung des Farbstoffes; denn noch 10 Tage nach der Injektion enthält die Injektionsstelle grosse Mengen Diamingrün.

Eine Untersuchung der Körpergewebe wurde 2, 4 und 6 Tage nach der Injektion vorgenommen. Der Typus der Färbung entspricht der Pyrrholblaufärbung. Hier seien nur einige Angaben über die Intensität der Färbung gegeben. Äusserlich betrachtet sind auch nach 6 Tagen Organe wie die Haut, die Leber nur schwach grünlichgrau verfärbt. Der Schnitt überrascht durch die ganz ungewöhnlich starke Speicherung in Pyrrholzellen des Bindegewebes, in Sternzellen, in Reticulumzellen der Lymphdrüsen. Nach 6 Tagen ist die Färbung

in den Sternzellen so dicht, dass dieselben meist tiefgrünschwarz aussehen. Bei näherem Zusehen erkennt man, dass es sich um unzählige feinste scharf begrenzte Granula handelt, die dichtgedrängt den Zellen das dunkle Aussehen verleihen.

Die schwache Färbung bei makroskopischer Betrachtung rührt demnach nur davon her, dass das Blut so wenig Farbstoff enthält, dass eine sichtbare Färbung nicht zustande kommt.

Bei früheren Untersuchungsphasen ist die Färbung entsprechend geringer. Es lässt sich eine deutliche Zunahme der Färbung mit der Versuchsdauer erkennen.

### Die Ausscheidung im Urin.

Die minimale Farbstoffkonzentration im Blut bringt es mit sich, dass zu keiner Zeit erhebliche Quantitäten grünen Farbstoffes im Urin nachzuweisen sind. Die Farbstoffkonzentration übersteigt niemals 1 : 700.

Bemerkenswert dagegen ist die Urinfarbe in den ersten 6 Versuchsstunden. Schon kurze Zeit nach der Injektion bekommt der Urin eine rotviolette Farbe, die sich in der Intensität im Verlaufe der ersten 3 Stunden steigert. Die Maximalkonzentration ist sehr beträchtlich. Ich versuchte sie auf folgendem Wege annähernd zu bestimmen: 250 ccm des Dialysates wurden vorsichtig langsam in einer Porzellanschale eingedampft, wobei durch ständiges Umrühren ein Absetzen des Farbstoffes am Rande verhindert wurde. Von Zeit zu Zeit wurde das Volum der Flüssigkeit bestimmt und zum Vergleich ein Tropfen auf Fliesspapier aufgetropft. Das Dialysat musste bis auf 1 ccm eingeengt werden, um die Konzentration zu erreichen, die der Farbstoff auf der Höhe der Ausscheidung im Urin aufweist (s. Figg. 1 u. 2). Ich hatte also das Dialysat von 250 auf 1 ccm eingedampft. Da nun beim Dialysierversuch die Aussenflüssigkeit zur Innenflüssigkeit ein Mengenverhältnis von 50 : 1 besass, so betrug die im Urin erreichte Konzentrierung tatsächlich nur 5 : 1. Viel geringer kann sie aber nicht

sein, da ja Grund vorliegt anzunehmen, dass sich im Dialysat die Hauptmenge der roten Komponente ausgebreitet hat. Nehmen wir nun noch hinzu, dass sich die Ausscheidung der roten Komponente über 6 Stunden hinzieht, dass also im Blut nur geringe, jedenfalls weit geringere Konzentrationen vorhanden sind, als die Originallösung sie enthält, so müssen wir annehmen, dass in der Niere eine sehr starke Konzentrierung des Farbstoffes gegenüber der Blutkonzentration eingetreten ist.

## Ausbreitung und Anordnung der Färbung in den Hauptstücken.

2 tägiger Versuch. Nur mit Mühe sind die ersten grünen Farbstoffgranula in den Hauptstücken zu erkennen. Am besten eignen sich dazu ungefärbte aufgehellte Schnitte. Die Lokalisation der Färbung ist nicht ganz einwandfrei festzustellen. Stets sind nur Kanälchenschlingen in der nächsten Umgebung der Glomeruli betroffen.

4 tägiger Versuch. Die Ausdehnung und Intensität der Färbung hat zugenommen, ist aber immer noch sehr zart. Hier sind die Kapselepithelzellen deutlich an der Speicherung beteiligt.

6 tägiger Versuch. Die Färbung hat zugenommen. Die Kapselepithelien sind weniger stark mit Farbstoff beladen als in der Umgebung der Glomeruli liegende Kanälchenschlingen. Aus dem Schnittbilde ist allerdings darüber nicht völlige Sicherheit zu gewinnen, ob die beobachteten Glomeruli mit daneben liegenden stärker beladenen Kanälchen zu demselben Hauptstück gehören.

## Beziehungen des Farbstoffes zu den übrigen Teilen der Niere.

Die übrigen Abschnitte der Nierenkanälchen sind ungefärbt. Vereinzelt werden zwischen den Kanälchen Bindegewebszellen mit intensiv grüner Granulierung angetroffen.

### Anordnung der Farbstoffgranula in den Zellen.

Die Farbstoffgranula sind sehr zart und klein, in ihrer Lage bevorzugen sie in allen Versuchen die supranucleäre Zone. Im 6 tägigen Versuch sind sie teilweise zu je zwei senkrecht übereinander gestellt, sonst liegen sie der Lumenkontur parallel in einer Reihe angeordnet. Die Färbung der Einzelgranula ist sehr intensiv grünschwarz, die jeder Zelle zugehörige Zahl gering.

### Farbstofftransport und Zellstruktur.

An Altmannpräparaten hat sich kein Anhaltspunkt für eine Veränderung der Zellstruktur ergeben. An gut fixierten Präparaten ist die Stäbchenstruktur ausgezeichnet erhalten. Das Lumen der Hauptstücke ist fast stets ganz schmal, das Bürstensaumgebiet undeutlich abgegrenzt.

### Zusammenfassung der Versuche mit Diamingrün B.

Aus Diamingrün B dialysiert ein roter Farbstoff heraus, der offenbar stark diffusibel ist. Der rote Farbstoff wird zuerst vollständig in konzentrierterer Form ausgeschieden, als er im Blute kreisen kann. Der grüne Farbstoff erreicht im Blute wie im Harn nur minimale Konzentrationen. In den Körpergeweben tritt eine enorme Speicherung ein, die nach dem Typus der Pyrrholblauspeicherung verläuft. Die Niere enthält bis zu 6 Tagen stets nur geringe, aber deutlich zunehmende Farbstoffmengen, deren Lokalisation jedenfalls in die proximalen Teile der Hauptstücke verlegt werden konnte. Im 6 tägigen Versuch war es wahrscheinlich, dass erst unterhalb von den Glomeruluskapseln die stärkste Farbeinlagerung erfolgt war.

Die Zellstruktur ist nicht erkennbar verändert. Die zarten Farbstoffeinlagerungen sind in den Altmannpräparaten nicht zu identifizieren.

## c) Schlüsse.

### 1. Diffusibilität der Farbstoffe.

Da bei der Erforschung der Zellendurchlässigkeit eine Zeitlang die Diffusibilitätsfrage im Vordergrund des Interesses stand, besitzen wir in der Literatur eine ganze Reihe von Diffusibilitätsmessungen an Farbstoffen verzeichnet. Hierher gehören die Arbeiten von R. Höber und seinen Schülerinnen Kempner und Chassin, ferner von Ruhland, Küster. Eine grosse Anzahl von Farben wurden neuerdings von Schulemann auf ihre Diffusibilität hin geprüft. Bei diesen Messungen wurden die verschiedensten Methoden verwandt. Ich nenne hier nur die Elektrolytfällbarkeit, die kapillare Ausbreitung in Gelatine und auf Fliesspapier und verweise im übrigen auf die kolloidchemische Fachliteratur. Besonders viel wurde auch der Dialysierversuch mit Hülsen von Schleicher und Schüll verwandt.

Meine Versuche stellte ich zum grössten Teil ohne Kenntnis der obigen Literatur an; um so mehr war ich erfreut, dass die Resultate mit den von den oben genannten Autoren gefundenen übereinstimmen.

Nach meinen Dialysierversuchen konnte ich die in umstehender Tabelle verzeichnete Reihenfolge in der Diffusibilität meiner Farbstoffe aufstellen.

Zum Vergleich gebe ich in der zweiten Tabelle Höbers Angaben (1909), die eine Anzahl der von mir benutzten Farbstoffe betreffen.

Die Übereinstimmung der Resultate ist evident. Nur die Angaben für Nigrosin und Indulin kann ich nicht bestätigen. Regelmässig — ich habe die Versuche öfters wiederholt und benutzte ebenfalls das Grüblersche Präparat — erhielt ich beim Dialysieren ein rotviolettes Dialysat von beträchtlicher Konzentration. Dieses wich sehr bedeutend von der Farbtönung

**Diffusibilität der Farbstoffe, gemessen an der Endkonzentration des Dialysates in bezug auf die Originalkonzentration.**

| Farbstoff | Diffusibilität | Besonderheiten des Dialysates |
|---|---|---|
| Patentblau V . . . | 1 : 80 | — |
| Indigschwefelsaures Natron . . . . . | 1 : 125 | — |
| Lichtgrün . . . . . | 1 : 250 | — |
| Wasserblau . . . . | 1 : 600 | — |
| Bayrisch Blau . . . | 1 : 1250 | — |
| Lithionkarmin . . . | 1 : 2000 | — |
| Natronkarmin . . . | 1 : 3000 | — |
| Congobraun . . . . | spurweise | — |
| Trypanrot . . . . . | roter Farbstoff, nicht diffusibel | das Dialysat ist hell gelblich gefärbt |
| Trypanblau . . . . | blauer Farbstoff, nicht diffusibel | hellviolettrotes Dialysat |
| Palatinschwarz . . . | schwarzerFarbstoff, nicht diffusibel | Dialysat anfangs gelb, später violettbraun |
| Nigrosin . . . . . | desgleichen | ziemlich stark gefärbtes violettes Dialysat |
| Indulin . . . . . . | desgleichen | desgleichen |
| Pyrrholblau . . . . | nicht diffusibel | — |
| Diamingrün B . . . | grüner Farbstoff, nicht diffusibel | hellrotes Dialysat |
| Azoblau . . . . . | nicht diffusibel | — |
| Alkaliblau 3 B . . . | desgleichen | — |

| Farbstoffe | Kolloidität |
|---|---|
| Indigkarmin<br>Patentblau V<br>Lichtgrün S. F.<br>Guineagrün B. | gering bis fehlend |
| Nigrosin<br>Indulin<br>Anilinblau | mittelmässig |
| Bayrisch Blau<br>Palatinschwarz<br>Diamingrün B.<br>Congobraun<br>Azoblau<br>Alkaliblau 3 B. | stark |

der entsprechend verdünnten Farblösung ab. Andererseits liess sich beim Vergleich der im Schlauch zurückgebliebenen Farblösung mit dem Originalfarbstoff ein deutliches Verarmen der ersteren an Rot feststellen. Die Farblösung hatte einen höheren Grad von Blaufärbung angenommen. Ganz dieselben Verhältnisse liessen sich für Indulin feststellen. Ich halte demgemäss das Dialysat für ein der Grundfarbe beigemengtes Produkt, das sich durch Dialysieren von der ersteren trennen lässt, wie dies ja auch bei anderen Farbstoffen (s. unten) vorkommt. Die Grundfarbe selbst ist blaugrau und geht durch den Dialysierschlauch nicht hindurch. Von dem Nigrosin wird ja auch angegeben (s. Enzyklopädie d. mikr. Techn.), dass es ebenso wie Indulin ein Farbgemisch darstellt.

Da nun der blauschwarze Farbstoff in Indulin und Nigrosin vorherrscht, habe ich mich veranlasst gesehen, diese beiden Farbstoffe unter die stark kolloidalen Farbstoffe aufzunehmen.

Wie unten näher auseinander gesetzt wird, besteht sogar Grund, in diesen Farbstoffen zum mindesten 3 Komponenten verschiedener Permeïerfähigkeit anzunehmen.

Wenn im ganzen eine Übereinstimmung meiner Befunde mit den oben genannten Autoren vorherrscht, so habe ich nirgends Angaben darüber finden können, dass bei vielen Farbstoffen ein dem Farbstoff fremder Bestandteil durch Dialysieren dargestellt werden kann. In der Tabelle sind mit Nigrosin und Indulin fünf solcher Farbstoffe enthalten. Ich habe mich selbstverständlich in allen Fällen davon überzeugt, dass auch eine der Farbintensität des Dialysates entsprechende Verdünnung der Originallösung von der Färbung des Dialysates abweicht, so dass rein optische Gesichtspunkte zur Erklärung dieses Phänomens nicht ausreichen. Es handelt sich in allen Fällen um sicherlich chemisch charakterisierbare Beimengungen, die sich abgesehen von der Farbe auch durch ihre grössere Diffusibilität von dem Hauptfarbstoff unterscheiden.

Im biologischen Experiment haben offenbar Gross und Schulemann in Trypanblauversuchen ähnliche Verhältnisse vor Augen gehabt. Gross berichtet, dass gesunde Kaninchen nach Trypanblauinjektion regelmässig einen roten Urin absondern (er hat die Farbstoffelimination offenbar nur in den ersten 7—10 Stunden beobachtet); Schulemann fand in der Blase von mit Trypanblau behandelten Hungerfröschen einen hellrotvioletten Urin, dessen Farbe einer verdünnten mit Kalilauge versetzten Trypanblaulösung entsprach.

Wie ich schon kurz mitteilte (Deutsche med. Wochenschr. 1913), dialysiert aus Trypanblau eine rein rote Farbe heraus. Das gleiche konnte für Diamingrün B festgestellt werden. Bei Palatinschwarz wird ein gelbbraunes Dialysat erhalten.

Über die Natur dieser Dialysate und ihr Verhalten zum Grundfarbenton habe ich bindende Resultate nicht erhalten. Ich darf wohl nicht fehlgehen, wenn ich das rote Dialysat des Trypanblau als Oxydationsprodukt auffasse. Gross hat den im Urin trypanblaubehandelter Kaninchen zuerst auftretenden roten Farbstoff eingehend untersucht und ihn wohl ziemlich einwandfrei als Oxydationsprodukt des Trypanblau bestimmt. Behandelt man Trypanblau vorsichtig mit konz. $H_2SO_4$, so tritt ein Umschlag in Rot ein. Gross bezieht dies Auftreten des roten Farbstoffes im Urin auf oxydative Fähigkeiten der Nierenzellen.

Auch bei Diamingrün B erhält man bei Zusatz von konz. $H_2SO_4$ einen Umschlag von Grün in Rot. Auch hier gleicht die in dieser Weise gewonnene Farblösung sehr genau dem eingeengten Dialysat im Ton.

Was die Konzentration der von oben genannten Farbstoffen erhaltenen andersfarbigen Dialysate betrifft, so war sie, abgesehen von Nigrosin und Indulin, stets sehr gering. Bei Nigrosin und Indulin waren sie in 10 cm dicker Schicht gerade noch durchsichtig.

Das gelbe Trypanrotdialysat stellt jedenfalls auch ein selbständiges Produkt dar, da es sich durch verdünnte Säuren und Alkalien nicht beeinflussen lässt, also wohl nicht als Indikatorenumschlag aufgefasst werden kann.

Für uns haben diese Beimengungen in den Farbstoffen insofern Bedeutung, als sie sich regelmässig in typischer Weise bei der Ausscheidung durch die Niere von den weniger dispersen Hauptfarbstoffen unterscheiden.

## 2. Die Beziehungen zwischen Ausscheidung und Dialysierbarkeit der Farbstoffe.

Durch die Einzeldarstellungen in den Protokollen ist zur Genüge nachgewiesen, dass bei allen Farbstoffen, bei denen eine durch Dialysieren trennbare Komponente existiert, dieselbe schneller vollständig ausgeschieden wird, als der schwerer oder gar nicht dialysierende Hauptfarbstoff. Besonders schön wurde dies bei Diamingrün B gezeigt, wo der rote Farbstoff bei der Ausscheidung dem grünen so weit voranschreitet, dass die Rotausscheidung verschwindet, ehe die Grünausscheidung beginnt. Bei Trypanblau vermischt sich die Ausscheidung schon bald, so dass oft die Konzentration der blauen Komponente durch die starke Beimengung der roten in ihrer Stärke schwer zu beurteilen ist. Sehr auffällig ist zumal das völlige Parallelgehen der Farbstoffausscheidungen im Urin mit den Resultaten des Dialysierversuches bei Palatinschwarz B. Bei diesem Farbstoff, der mikroskopisch zu keinen einwandfreien Resultaten führte und deshalb nur zu wenigen Versuchen verwandt wurde, dialysiert zuerst sehr schnell ein gelbrötlicher Farbstoff heraus; ersetzt man das Dialysat nach einiger Zeit durch neues Wasser, so ist der nunmehr etwas langsamer heraustretende Farbstoff rein violett gefärbt. Die schliesslich zurückbleibende Innenflüssigkeit des Schlauches ist deutlich blauer gefärbt als die Dialysate sowohl wie auch als die Originallösung. Die mit

1 ccm Palatinschwarz behandelte Maus sondert in den ersten 4—5 Stunden einen ziegelroten Urin (s. Fig. 11) ab, der später eine ausgesprochen violette Farbe (s. Fig. 12) bekommt. Auch diese Farbe verschwindet bald aus dem Harn; der bläuliche Grundfarbstoff erscheint nur vorübergehend spurweise in der Ausscheidung, die Hauptmenge wird offenbar im Körper zurückgehalten. Die Parallele des Dialysierversuches und der Urinausscheidung ist deutlich.

Durch diese Tatsachen war es schon höchst wahrscheinlich gemacht, dass hier eine Gesetzmässigkeit vorliege, die etwa so sich ausdrücken liesse: Die Ausscheidbarkeit der Farbstoffe steht in innigem Zusammenhang mit ihrer Fähigkeit, den Dialysierschlauch zu durchdringen.

Um die Hypothese zu beweisen, war ein Versuch mit einer grösseren Anzahl von Farbstoffen von verschiedener Diffusibilität erforderlich.

Zur Beurteilung der Farbstoffausscheidung sind erforderlich: 1. die Kenntnis der Farbstoffkonzentration im Urin (sie wurde von mir kolorimetrisch durch Auftropfen des Urins auf Fliesspapier und nachherige Vergleichung mit einer ebenso hergestellten Farbstoffskala ausgeführt), 2. die Kenntnis der nach der Farbstoffinjektion ausgeschiedenen Urinmenge (sie konnte bei meinem Material nicht ausgeführt werden), 3. die Kenntnis der Blutkonzentration. Letztere wurde für Trypanblau angenähert bestimmt.

Trotz der ersichtlichen Unvollständigkeit der Resultate lassen sich doch aus den Kurven eine Anzahl interessanter Schlüsse ziehen.

Mit bezwingender Klarheit geht aus Abb. 1 (s. S. 37), in der die Kurven von Patentblau V, Wasserblau und Trypanblau vereinigt sind, hervor, dass die Elimination leicht dialysierbarer Farbstoffe in sehr rascher Zeit vor sich geht,

während alle schwerer dialysierenden in ihrer Ausscheidung verzögert sind.

Die auf ihre Ausscheidbarkeit hin untersuchten Farbstoffe lassen sich in 3 Gruppen einteilen. Zur ersten Gruppe gehören solche, die sehr schnell von der Niere ausgeschieden werden: Patentblau V, indigschwefelsaures Natron, Lichtgrün FS. In der Dialysierfähigkeit liegen sie zwischen $^1/_{80}$—$^1/_{250}$. Gemeinsam ist den drei Farbstoffen das rasche Ansteigen der Farbkonzentration im Urin. Die Maximalkonzentration ist bereits 30 Minuten bis 1 Stunde nach der Injektion erreicht. Dabei tritt in allen Fällen eine Konzentrierung bis auf oder sogar über die Originalkonzentration hinaus ein. Regelmässig erfolgt auch eine starke Vermehrung der Urinmenge, die im Verein mit der hohen Konzentration des Urins die rasche vollständige Elimination der Farbstoffe bewirkt. Parallel mit dem Fortschreiten der Farbstoffausscheidung tritt ein rasches Absinken der Farbstoffkonzentration ein. Dieses Absinken erfolgt ausserordentlich rasch bei Patentblau V und Lichtgrün (s. Abb. 1, S. 140 und 3, S. 154), weniger rasch bei indigschwefelsaurem Natron. Während nun bei den Tieren, die mit den beiden erstgenannten Farbstoffen behandelt wurden, stets eine grosse Regelmässigkeit der Urinkurven festgestellt werden konnte, trifft dies bei indigschwefelsaurem Natron nicht zu. Hier (s. Abb. 2, S. 146) kommt es öfters vor, dass nach vorübergehendem Abfall der Konzentrationskurve wieder ein Anstieg erfolgt, wodurch eine gezackte Kurve entsteht. Gleichzeitig fällt ja die Verzögerung der Ausscheidung im Vergleich zu den beiden anderen Farbstoffen auf. Nun ist es seit Heidenhains Untersuchungen und nach den Resultaten aller späteren Forscher bekannt, dass in der Niere bei der Ausscheidung des indigschwefelsauren Natrons sehr intensive Ausfällungen vorkommen. Worauf diese Ausfällungen beruhen, ist noch nicht ganz ausgemacht. Nach Heidenhain sollten

die Harnsalze solche Ausfällungen bewirken. Ganz sicher ist das aber nicht. Jedenfalls ist mir bei meinen Versuchen aufgefallen, dass in der Menge der Cylinderbildungen erhebliche Schwankungen bestehen. Ein Tier neigt mehr zu Cylinderbildungen, das andere weniger. Sogar in den beiden Nieren desselben Versuchstieres habe ich einmal, ohne ersichtliche Ursache, sehr starke Unterschiede hierin beobachtet, indem die eine Niere sehr reich an Farbstoffcylindern war, während die andere nur ganz wenig ausgefällten Farbstoff in sich barg. Wie aus den Protokollen hervorgeht, sind nun die Veränderungen in Kanälchensystemen, deren distale Teile von Cylindern verstopft sind, recht erhebliche. Vor allem tritt eine bedeutende Erweiterung ein, die allmählich bis in das Gebiet der proximalen Anteile der Tubuli contorti reicht. Es lässt sich nun kaum vorstellen, dass durch so tiefgreifende Veränderungen der Nierenstruktur eine Beeinflussung der Funktion nicht eintreten sollte. Es lässt sich andererseits sehr wohl vorstellen, dass die Herausbeförderung des einmal im Kanallumen ausgefällten Farbstoffes langsamer vor sich geht, als wenn eine ungehinderte Passage für einen hochkonzentrierten Urin besteht, der den Farbstoff gelöst enthält. Ich bin demnach geneigt anzunehmen, dass durch die Farbstoffausfällung bei indigschwefelsaurem Natron die typischen Verhältnisse seiner sonst als stetig anzunehmenden Konzentrationskurve verwischt werden.

Zu dieser Ansicht drängen mich vor allem auch die Befunde bei anderen Farbstoffen, die zum Ausfallen im Urin neigen, wovon weiter unten gehandelt werden soll.

Bei Patentblau und Lichtgrün FS fällt kein Farbstoff aus. Sie zeigen eine glatte regelmässige Kurve.

In einer zweiten Gruppe lassen sich die Farbstoffe mittlerer Dialysierfähigkeit zusammenfassen. Von solchen wurden untersucht Wasserblau (1:600), Bayrisch Blau (1:1250), Lithionkarmin (1:2000), Natronkarmin (1:3000).

W a s s e r b l a u, das keine Ausfällung im Urin erleidet, zeigt eine sehr klare regelmässige Kurve (s. Abb. 1, S. 140). Die Höchstkonzentration wird nach $1^1/_4$—$1^1/_2$ Stunde erreicht und ist gleich der Konzentration der injizierten Lösung. Erst nach 3—4 Stunden tritt ein langsames Absinken von dieser Konzentration ein, doch ist nach 10 Stunden immer noch eine Stärke 1:4, nach 24 Stunden 1:10—16 vorhanden. Nach 48 Stunden endlich ist die Konzentration auf 1:64 gesunken. Eine beträchtliche Entfärbung des Tieres lässt erkennen, dass wesentliche Mengen ungespeicherten Farbstoffes nicht mehr zirkulieren.

Sehr viel weniger klar verläuft die Konzentrationskurve für Lithionkarmin (s. Abb. 6, S. 179). Die Konzentration steigt zwar rasch zu bedeutender Höhe an (vorübergehend bis auf die Stärke der injizierten Lösung). Dann aber sinkt sie bald wieder ab. Es fehlt im weiteren Verlauf jede Stetigkeit, fortwährend schwankt die Konzentrationshöhe des Urins, so dass schwer ein konstantes Bild zu bekommen ist. Jedenfalls ist nach 32 Stunden noch eine beträchtliche Konzentration möglich (1:16).

Das Zusammenfallen dieses Schwankens in der Urinkonzentration mit der Tendenz zur Ausfällung von Karmin im Urin erinnert an indigschwefelsaures Natron. Alle Untersucher, die mit Karminlösungen an der Niere experimentiert haben, geben übereinstimmend die leicht eintretende Niederschlagsbildung in den Harnkanälchen an. S u z u k i z. B. beschreibt ja eingehend, wie gerade innerhalb der ersten 24 Stunden oft ein grosser Teil der Sammelröhren und Schleifen völlig mit Karmincylindern angefüllt sind; ich kann diese Angaben durchaus bestätigen. Es dürfte wohl nicht fehlgegangen werden, wenn man die Cylinderbildungen für die Konzentrationsschwankungen verantwortlich macht. Dabei muss auch beachtet werden, dass die Tendenz zur Cylinderbildung keines-

wegs bei allen Tieren gleich stark ist. Jedenfalls kommen auch zu derselben Zeit nach der Injektion bei verschiedenen Tieren hierin starke Unterschiede vor. Speziell bei Lithionkarmin kommt es besonders bei Injektion hochkonzentrierter Lösungen nicht selten vor, dass nach völligem Versiegen der Harnabsonderung die Tiere an Krämpfen eingehen. In den Nieren solcher Tiere ist dann im Gebiet der Sammelröhren nicht nur, sondern bis hinauf in eine Anzahl von Tubuli contorti eine grosse Zahl von Cylindern aufzufinden. Dieser Befund im Verein mit der nicht unbeträchtlichen Giftigkeit des Lithionkarmins mag wohl zur Erklärung für die Krämpfe genügen. Die Anführung dieser Möglichkeit illustriert ausreichend die Unregelmässigkeiten, die bei der vorübergehenden Verstopfung eines Teiles der Sammelröhren in der Urinkonzentration stets auftreten. Es muss angenommen werden, dass durch geringere oder stärkere Ausfällung des Karmins im Anfang, später durch mehr oder weniger stark eintretende Lösung der Niederschläge die im übrigen ebenso gesetzmässig wie bei anderen Farbstoffen verlaufende Konzentrationskurve beeinflusst wird. Ich glaube also, dass die Schwankungen erst durch nachträgliche im Innern der Harnkanäle sich abspielende Vorgänge zustande kommen, nicht jedoch beim Durchtritt der Farbstofflösung aus dem Blute in das Harnröhrensystem; dass somit trotz der starken Schwankungen auch für diese Farbstoffe eine konstante Permeabilität der ausscheidenden Zellen anzunehmen ist.

Diese Annahme findet eine Stütze bei Betrachtung der Konzentrationskurve für Natronkarmin (s. Abb. 7, S. 186), das viel weniger als Lithionkarmin zur Ausfällung im Urin neigt. Wie bei den Permeabilitätsverhältnissen dargelegt wurde, ist die Permeïerfähigkeit des Natronkarmins nicht wesentlich verschieden von der des Lithionkarmins. Die Durchschnittswerte in der Konzentration stimmen denn auch annähernd miteinander überein. Nur herrscht bei Natronkarmin eine viel

grössere Stetigkeit in der Kurve vor, während bei Lithionkarmin die besprochenen starken Schwankungen das Bild beherrschen. Für Natronkarmin verläuft also die Konzentrationskurve völlig nach dem Typus der nicht im Urin ausgefällten Farbstoffe. Zugleich sei hier darauf hingewiesen, welche starke Verzögerung der Farbstoffausscheidung hier besteht gegenüber den schneller permeïerenden Farbstoffen.

Bayrisch Blau (s. Abb. 4, S. 168) endlich stimmt mit den beiden Karminpräparaten darin gut überein, dass eine relativ hohe Konzentration (um 1:8 herum) lange beibehalten wird, was also wieder einer verzögerten Ausscheidung entspricht. Aus der Besprechung der mikroskopischen Befunde geht aber hervor, dass auch hier im Anfang (in den ersten 15 Stunden nach der Injektion) vielfach Cylinderbildungen in grosser Anzahl in der Niere angetroffen werden. Nur hieraus lässt sich meines Erachtens die zackige Konzentrationskurve erklären, die wir auch bei Bayrisch Blau antreffen. Es mag noch hervorgehoben werden, dass bei allen zu Cylinderbildung neigenden Farbstoffen solche cylindrische Farbmassen auch in dem ausgeschiedenen Urin nachgewiesen werden können. Sie gleichen hier völlig den im mikroskopischen Präparat der Nieren aufgefundenen Bildungen. Man wird aber annehmen können, dass nicht alle in den Nierenkanälchen gebildeten Farbstoffniederschläge in dieser Weise hinausbefördert werden. Sondern die Tatsache, dass man auch nach 24 Stunden noch vereinzelte, bis zu 15 Stunden nach der Injektion fast regelmässig zahlreiche Cylinder in der Niere findet, andererseits aber im Urin grössere Cylindermengen nur in den ersten Stunden angetroffen werden, spricht dafür, dass ein grosser Teil der Cylinder nachträglich durch den Harnstrom wieder gelöst wird. Dies mag vielleicht die gegenüber Lichtgrün SF lange Andauer relativ hoher Urinkonzentration beim indigschwefelsauren Natron erklären.

Endlich wenden wir uns einer dritten Gruppe von Farbstoffen zu, aus deren Verhalten im Dialysierversuch nur hervorgeht, dass sie jenseits der durch den Dialysierversuch gegebenen Grenze der Permeabilität liegen. Hierhin gehören Indulin, Nigrosin, Trypanblau, Pyrrholblau, Diamingrün B. Alle diese Farbstoffe passieren aber noch die Niere und werden auch von den Nierenzellen gespeichert. Es gibt ausserdem aber auch Farbstoffe wie Azoblau, Alkaliblau 3B, die an der Injektionsstelle unverändert liegen bleiben, ohne dass erkennbare Mengen im Blute kreisten oder auch im Urin nachweisbar wären. Mit diesen Farbstoffen geringster Dispersität habe ich mich nicht weiter beschäftigt. Es wäre gewiss lohnend, bei grösseren Versuchstieren mit intravenöser Applikation zu arbeiten, da man auf diese Weise sicher den Dispersitätsgrad feststellen könnte, den ein Farbstoff (vielleicht auch andere Stoffe?) besitzen muss, um die Niere passieren zu können.

Was nun die auch schon hochkolloiden Farbstoffe betrifft, die oben aufgezählt wurden, so haben sie alle ihre Besonderheiten. Auf die Tatsache, dass Indulin, Nigrosin, Trypanblau und Diamingrün B ein rot oder violett gefärbtes Dialysat austreten lassen, wurde schon oben hingewiesen. Hier kommt es mir darauf an, einen Aufschluss zu geben über die Art, wie dieser anders gefärbte Anteil der Farbstoffe die Niere verlässt. Auf Taf. 12, Figg. 1—13 sind eine Anzahl von Urinproben zur Darstellung gebracht, wie sie durch Auftropfen auf Fliesspapier gewonnen wurden. Sie sind so wiedergegeben, wie sie bei Betrachtung des Fliessblattes in durchscheinendem Licht erscheinen. Am schönsten zeigt Diamingrün B, Figg. 1 u. 2, die zu besprechenden Verhältnisse: Der Urin der ersten 6 Stunden ist rein rotviolett gefärbt. Dabei erreicht die Rotfärbung eine beträchtliche Konzentration. Durch Einengung des aus dem Farbstoff gewonnenen Dialysates habe ich mir eine Vorstellung

über die eingetretene Konzentrierung zu machen gesucht. Es stellte sich dabei heraus, dass man das Dialysat von 250 auf 1 einengen muss, um die Urinkonzentration zu erreichen.

Wenn im Blute des Versuchstieres auch nur annähernd so hohe Konzentrationen roten Farbstoffes kreisten, wie im Urin erscheinen, so müsste sich dies in der äusserlichen Färbung des Tieres kundgeben. Eine Rotfärbung des Versuchstieres konnte aber niemals beobachtet werden. So muss man denn wohl annehmen, dass hier in der Niere eine recht beträchtliche Konzentrierung des Farbstoffes stattgefunden hat (mindestens von 5 auf 1).

Ganz ähnlich liegen offenbar die Verhältnisse bei Trypanblau. Nur ist hier der Hauptfarbstoff schon früh in solchen Konzentrationen im Blut anwesend, dass er sich dem roten Urin beimischt. Immerhin zeigen Figg. 3, 4, 6, 7, Taf. 12, dass nach 2—5 Stunden im Verhältnis zur Originalfarbstofflösung eine Verschiebung zugunsten der roten Komponente eingetreten ist. Die gleichzeitige Anwesenheit der blauen Komponente erschwert nun die Beurteilung der Rotkonzentration; doch zeigt der Einengungsversuch auch hier eine beträchtliche Konzentrierung des Roten im Urin gegenüber dem Dialysat. Man muss das Dialysat von 1000 auf 1 einengen, um annähernd dieselbe Konzentration zu erreichen, in der der Farbstoff den Körper verlässt.

Andererseits ist schon nach 14 Stunden zu beobachten, dass der ausgeschiedene Farbstoff gegenüber der Originallösung an Rot verarmt ist und einen mehr grünlich blauen Ton (s. Tafelabb. 5, 6, 7) annimmt: Ein Beweis, dass tatsächlich die rote Komponente der blauen beträchtlich vorausgeeilt ist.

Gross, der offenbar nur die ersten Anfänge der Ausscheidung beobachtet hat, bezog die Ausscheidung des roten Farbstoffes auf eine Oxydation, die der blaue Farbstoff in den Nierenzellen erleiden sollte. Ist diese Deutung schon nach dem

Obigen unwahrscheinlich, so wird sie nicht haltbar nach folgenden Versuchen:

1. Injiziert man Mäusen im Abstand von je 2 Tagen je 1 ccm der Farbstofflösung, so wiederholt sich jedesmal derselbe Ausscheidungsvorgang mit schematischer Genauigkeit: Nach jeder Neuinjektion Rotfärbung des Urins, die im Verlauf mehrerer Stunden zu schwinden beginnt, um allmählich der Blaufärbung Platz zu machen.

2. Injiziert man einer Maus eine Farbstofflösung, die nach Möglichkeit durch Dialysieren von der roten Beimengung befreit ist, so ist die Rotfärbung des Urins sehr viel geringer. Dass die Rötung nicht vollkommen zum Schwinden zu bringen ist, liegt an der Unmöglichkeit, den roten Farbstoff auf diese Weise völlig zu beseitigen. Selbst wenn dasselbe Quantum Farbstoff mehrfach hintereinander dialysiert wird, bleibt stets noch eine grössere Menge roten Farbstoffes im Schlauch zurück, wofür offenbar die geringe Dispersität auch der roten Trypanblaukomponente verantwortlich zu machen ist (s. auch S. 188).

Nach alledem muss festgestellt werden, dass eine nennenswerte Oxydation zu einer roten Farbstufe im Organismus nicht erfolgt. Gross hat nun aber gemeint, in gelbrötlichen Granulis, die er in den breiten Schleifenschenkeln und Schaltstücken fand, die Stellen der Farbstoffoxydation gefunden zu haben und zieht bei seinen Versuchen, auf dieser Ansicht fussend, eine Anzahl weittragender Schlüsse. Suzuki macht darauf aufmerksam, dass schon normalerweise in den Nieren von Kaninchen derartige Pigmentgranula vorkommen. Und schon der Ort, in dem diese Granula gefunden wurden, ist höchst ungewöhnlich. Nun weist Suzuki mit Recht auf die leichte Möglichkeit einer Verwechslung der Anteile der einzelnen Kanälchen hin. Prof. Peter, einer der gründlichsten Kenner der Kaninchenniere, versicherte mir aufs Bestimmteste, dass die in Abb. 2 (Gross) dargestellten Kanälchen die distalen

Enden der Hauptstücke seien, die in den Markstrahlen ziemlich weit nach unten reichen. Und wenn die Verhältnisse bei der Maus zum Vergleich herangezogen werden dürfen, so bieten auch hier die breiten Schleifenschenkel einen wesentlich anderen Anblick dar, als die besagten Kanälchen von Gross. Es dürfte demnach der genannten Beobachtung kein zu grosser Wert beizumessen sein. Dass bei Nierenschädigungen, bei denen Eiweiss im Urin erscheint, die Rotfärbung des Urins ausbleibt, ist nach dem oben Dargestellten leicht verständlich. Nierenzellen, die für Eiweiss durchlässig sind, werden gewiss auch dem kolloidalen Trypanblau einen wesentlich geringeren Widerstand entgegensetzen als ungeschädigte; mithin dürfte die gleich zu Anfang entstehende Bläuung des Urins mit der abnormen Durchlässigkeit der Niere zusammenhängen und ein Zeichen dafür sein, dass das Vermögen, Substanzen verschiedenen Diffusibilitätsgrades verschieden schnell durchtreten zu lassen, hochgradig gestört ist. Die Annahme einer oxydativen Tätigkeit der Nierenzellen ist zur Erklärung dieser Tatsachen nicht notwendig.

Das schnellere Erscheinen des dialysierfähigen Farbstoffes im Urin kann nun in zwei Ursachen begründet sein. Entweder er wird schon von der subkutanen Injektionsstelle aus rascher in das Blut übergeführt oder die beiden Farbstoffkomponenten breiten sich in originaler Zusammensetzung im Blute aus und werden erst beim Durchtritt durch die Niere voneinander geschieden. Die zweite Möglichkeit ist wohl ziemlich sicher in dem Verhalten der Farbstoffe realisiert. Dafür sprechen einmal die Befunde, die an verschiedenen Farbstoffen verschiedener Permeïerfähigkeit erhoben werden konnten (s. z. B. Patentblau V und Trypanblau); vor allem aber scheint doch Gross in seinen Versuchen das gleiche beobachtet zu haben, und er arbeitete mit intravenösen Injektionen, wobei also die Farbstoffe in der originalen Zusammensetzung der Niere zugeführt wurden.

Doch scheint auch bei dem Transport der Farbstoffe von dem subkutanen Depot eine Beeinflussung der Übertrittsgeschwindigkeit durch die mehr oder weniger grosse Permeïerfähigkeit vorzukommen. Wenigstens sprechen die Versuche mit Diamingrün B dafür. Das Freibleiben des Urins von grünem Farbstoff in den ersten 6 Stunden, während deren eine völlige Entfernung der roten Komponente aus dem Körper erfolgt, ist wohl auch so zu erklären, dass der grüne Farbstoff im Anfange in noch geringeren Quantitäten kreist als später, wenn der rote Farbstoff in relativ (d. h. im Verhältnis zu seinem prozentualen Vorkommen im Originalfarbstoff) stärkerer Konzentration aus dem subkutanen Depot weggeführt wird.

Ferner ist gerade bei hochkolloidalen Farbstoffen oft zu beobachten, dass sie in nur geringer Konzentration vom Blute aus der Injektionsstelle weggeführt werden (s. Pyrrholblau, Diamingrün, Azoblau, Alkaliblau 3 B, Nigrosin), während das bei Farbstoffen stärkerer Dispersität nicht beobachtet wird. Letztere werden stets in beträchtlicher Konzentration schnell im Blute transportiert.

Es ist demnach wohl anzunehmen, dass auch beim Transporte vom Subkutandepot aus Permeabilitätsverhältnisse eine Rolle spielen. Nun wurde für Pyrrholblau allerdings angenommen (Goldmann), dass seine geringe Löslichkeit im Blutserum an dem langsamen Transporte durch die Blutbahn schuld sei. Solche Verhältnisse scheinen aber bei anderen Farbstoffen, wie Diamingrün und Nigrosin, nicht vorzuliegen. Ich weise hier auf eine Angabe Höbers hin, dass bei Fröschen das Blut nach Diamingrüneinspritzung eine transparente dunkelgrüne Farbe annimmt. Doch scheinen mir diese Verhältnisse noch eingehender Untersuchung zu bedürfen.

Indulin und Nigrosin stellen, wie ich aus meinen Versuchen zu schliessen genötigt bin, ebenfalls Gemische dar. Der erste Urin ist violett und zeigt sich zusammengesetzt aus einer violett-

roten und einer blaugrauen Komponente. Die violettrote Komponente (s. Figg. 8, 13) ist nach ca. 10 Stunden verschwunden (s. Figg. 9, 10), nach ca. 48 Stunden ist aber auch der blaue Farbstoff nur mehr in so geringer Konzentration im Urin, dass man meinen könnte, aller Farbstoff sei bewältigt. Dem ist aber niemals so. Stets ist das Subkutandepot erfüllt mit einer grossen Menge intensiv schwarzen Farbstoffes. Im Blute kreist sehr wenig, mikroskopisch nicht erkennbarer Farbstoff. Die Gewebe sind hellgraubläulich verfärbt. Dass der an der subkutanen Injektionsstelle zurückgebliebene Farbstoff nicht mehr ebenso zusammengesetzt ist, wie in den früheren Versuchsstadien, geht auch daraus hervor, dass bei der Konservierung in Formalin nunmehr keine Spur von Farbstoff auszieht, während bei früheren Stadien stets eine Blauviolettfärbung der Formalinlösung eintrat. Ich bin auf Grund dieser Tatsachen zu dem Schluss gekommen, dass in Indulin und Nigrosin zum mindesten 3 Farbstoffe gemengt sind, von denen einer (rotviolett) den Dialysierschlauch leicht passiert, ein zweiter (blau) vom Dialysierschlauch zurückgehalten wird, aber noch relativ leicht die Niere passiert. Der dritte endlich, der zum grossen Teil am Subkutandepot zurückbleibt, scheint sich ähnlich zu verhalten wie Diamingrün B und Pyrrholblau — ganz geringer Transport in der Blutbahn, starke Speicherung in den Körpergeweben, geringe Permeïerfähigkeit für die Nierenzellen. Über Palatinschwarz B s. S. 227; bei Trypanrot ist die Ausscheidung der gelben Komponente auch früher beendet, als die des Hauptfarbstoffes: die ersten Urinproben zeigen auf Fliessblatt einen gelbbraunen Rand, der später völlig verschwindet.

Entsprechend der relativ niedrigen Konzentration, die im Urin erreicht wird (Trypanblau 1:8, Nigrosin 1:8), erstreckt sich die Ausscheidung dieser Farbstoffe über lange Zeit hinaus, und sie stellen in dieser Hinsicht ein weiteres Glied in der Reihe der untersuchten Farbstoffe dar. Diamingrün B, Pyrrhol-

blau werden in geringer Konzentration über lange Zeit hinaus im Urin nachgewiesen (längste Beobachtungsdauer 10 Tage bei Diamingrün). Bei den letzteren Farbstoffen lässt sich aber wegen der geringen erreichten Blutkonzentration aus der Verzögerung der Ausscheidung kein direkter Schluss auf die Widerstände ziehen, die diesen Farbstoffen durch die Nieren entgegengesetzt werden. Immerhin wird sich bei Besprechung der intensiven Speicherungsphänomene, die gerade bei diesen Farbstoffen gezeitigt werden, zeigen, dass für sie eine besonders geringe Permeïerfähigkeit durch die Nierenzellen anzunehmen ist. Im ganzen genommen hat sich bei der Betrachtung der Ausscheidungsmöglichkeit für die untersuchten Farbstoffe folgendes ergeben:

1. Höher disperse Farbstoffe werden schneller und in höherer Konzentration ausgeschieden als wenig disperse, wobei sich jedoch eine gute Übereinstimmung zwischen Dispersitätsgrad und Ausscheidungsgeschwindigkeit ergab.

2. Bei zusammengesetzten Farbstoffen entscheidet der Dispersitätsgrad ihrer Komponenten über die Ausscheidungsgeschwindigkeit jeder einzelnen.

3. Tritt Ausfällung von Farbstoff im Urin ein, so wird dadurch die Konzentration im Urin stark beeinflusst: Die Konzentrationskurve wird zackig.

Die Resultate dieses Kapitels mögen vielfach als selbstverständlich und einer so eingehenden Darstellung unwert betrachtet werden. Trotzdem sind sie in mancher Hinsicht neu und geeignet, eine sichere Basis abzugeben, um Vorstellungen über den Mechanismus der Nierenarbeit zu gewinnen. Welche Unsicherheit in der Beurteilung des Durchtrittes wasserlöslicher Substanzen durch die Niere bis auf den heutigen Tag unter den Forschern herrscht, veranschaulicht z. B. die Tatsache, dass

Frey in seinen ausgezeichneten Arbeiten über den Mechanismus der Nierensekretion den sog. Salzen prinzipiell andere Durchtrittsstellen und Ausscheidungsgesetze zubilligt als den sog. charakteristischen Harnsubstanzen und den Farbstoffen. Von letzteren sei es ja bekannt, dass sie mittels Sekretion (also eines völlig dunkeln und vorläufig physikalisch-chemisch nicht fassbaren Mechanismus) ausgeschieden werden. Das Unbefriedigende solcher Auffassung liegt in der Annahme von spezifischen Anpassungen für die Ausscheidung von Körpern, die sich doch physikalisch keineswegs prinzipiell different verhalten.

Beständen nun etwa solche spezifischen Anpassungen auch für die an und für sich körperfremden Farbstoffe, so wäre es von vornherein aussichtslos, nach bestimmten Gesetzmässigkeiten in deren Ausscheidung zu suchen. Da muss es im höchsten Grade überraschen, mit welcher unbedingten Schärfe die Niere, das Ausscheidungsorgan, auf Unterschiede in der Dispersität der Farbstoffe reagiert. Wie wir weiter unten noch sehen werden, reagieren in anderer, aber völlig analoger Weise, auch eine Reihe anderer Formen von Körperzellen auf die verschieden diffusiblen Farbstoffe und es stehen die Resultate in völliger Analogie mit den Ergebnissen der übrigen Forscher, die bei Untersuchungen über „vitale Färbung" die Diffusibilität ihrer Farbstoffe berücksichtigt haben.

Wesentliche Verdienste an der Klärung dieser Fragen kommen in erster Linie zu Höber, Ruhland, Küster und in neuester Zeit Schulemann. Die Höberschen Arbeiten, von denen die neueste zur Frage der vitalen Färbbarkeit der Nierenzellen unter seiner Leitung von S. Chassin 1911 angefertigt wurde, hatten zum Ergebnis die folgenden Leitsätze, die auch schon von Kempner aufgestellt worden waren.

1. Wenn ein Farbstoff von den Nierenepithelien nicht oder schlecht aufgenommen wird, dann ist er hochkolloidal.

2. Wenn ein Farbstoff wenig oder nicht kolloidal ist, dann wird er leicht aufgenommen.

Da zwischen den Untersuchungen der Höberschen Schule und meinen eigenen in den Ergebnissen bei einigen Farbstoffen differente Angaben vorliegen, bedarf es noch einiger Worte zur Erklärung. Bei der Durchsicht und dem Vergleich der Farbstoffe finden sich in der Frage der Dispersität, wie oben S. 223 ff. gezeigt wurde, keine wesentlichen Unterschiede. Dagegen sind die Beobachtungen über das biologische Verhalten der Niere gegenüber teilweise verschieden. Chassin gibt z. B. an, dass Patentblau V in reichlichem Masse in die Nierenzellen eindringt, meine Untersuchungen lehren, dass der Farbstoff nur kurze Zeit in den Nierenzellen angetroffen wird. Höber berichtet von Diamingrün B, dass es in den Nierenzellen nicht angetroffen wird — ich konnte zeigen, dass sehr wohl eine Aufnahme des Farbstoffes in den Nierenzellen zu beobachten ist. Kontrollversuche an Fröschen (ein Material, das fast ausschliesslich zu diesen Versuchen von der Höberschen Schule verwandt wurde) lehrten, dass die oben zitierten Angaben für Frösche tatsächlich zu Recht bestehen. Diese Differenzen im biologischen Verhalten der Froschniere und der Mäuseniere habe ich bei allen von mir daraufhin untersuchten Farbstoffen auffinden können; diese Tatsache zeigt aufs neue, wie vorsichtig mit Vergleichen von Versuchen an verschiedenen Tierstämmen umgegangen werden muss.

Da meine Vergleichsversuche an Fröschen bis in ungewisse Zeit unterbrochen sind, möchte ich an dieser Stelle nur einige Tatsachen von besonderem Interesse hervorheben. Ganz allgemein zeigte sich, dass die Froschniere die Farbstoffe in viel verdünnterer Form absondert als die Mäuseniere. Dementsprechend werden äquivalente Mengen desselben Farbstoffes von der Froschniere über viel längere Zeit hin ausgeschieden als von der Mäuseniere. Während Patentblau V z. B. von

der Maus in ca. 5—7 Stunden fast quantitativ ausgeschieden wird, ist seine Ausscheidung beim Frosch noch nach 3 Tagen nicht beendet.

Farbstoffe, die vollends schon beim Durchtritt durch die Mäuseniere Widerstände finden, wie Trypanblau, das aber, wie die Versuche lehrten, immerhin in erheblicher Konzentration im Mäuseurin erscheint, wird im Froschharn nach subkutaner Einverleibung in so geringer Konzentration dauernd ausgeschieden (über viele Wochen), dass die Farbe des Urins nur ganz hell erscheint. Ich verfüge bis jetzt erst über Versuche mit 5 Farbstoffen: alle Versuche lehrten aber übereinstimmend, dass die Farbstoffe auch von der Froschniere abgestuft nach ihrer Diffusibilität ausgeschieden werden. Auch die Froschniere scheidet die Farbstoffe um so rascher aus, je diffusibler sie sind. Der Unterschied liegt nur in einer geringeren Durchlässigkeit der Froschniere, eine Annahme, die unten noch näher begründet werden soll.

Mit der langsameren Ausscheidung des Patentblau V hängt es zusammen, dass der Farbstoff in der Froschniere eine prachtvolle Granulafärbung hervorruft. Hier mögen diese Tatsachen genügen, später nach Besprechung der Farberscheinungen in den Nierenzellen soll auf die fundamentale Bedeutung des Unterschiedes zwischen dem Verhalten der Mäuse- und Froschniere noch einmal eingegangen werden.

Durch die hier angedeuteten Tatsachen gewinnen auch die von der Höberschen Schule gefundenen Sätze eine neue Beurteilung und bedürfen gleichzeitig einer Korrektion. Für die Froschniere gilt es zweifellos, dass unsere diffusibelsten Farbstoffe auch die sind, die in grösster Menge in den Nierenzellen angetroffen werden. Würde man sich aber allein auf diese Untersuchungen am Frosch stützen, so würde die Verwertung der Farbstoffe für eine Vorstellung von der Arbeit der Nieren-

zellen bei der Harnbereitung auf ganz falsche Vorstellungen führen. Gerade hierin geben die Versuche an Säugetieren ganz andere Direktiven. Stellen wir uns, ohne in diesem Kapitel Gründe für diese Vorstellung zu geben, vor, dass der Durchtrittsort der Farbstofflösungen aus dem Blute in den Harn die Beschaffenheit eines Filters mit bestimmter Porengrösse besitzt, so werden grössere Farbstoffmoleküle (von mehr kolloidalen Stoffen) schwerer hindurch passieren, kleinere dagegen werden wenig Widerstand finden. Das Ergebnis ist bei ersteren ein Harn, der nur geringe Farbstoffprozente aufweist, bei letzteren hochkonzentrierter Urin. Darin liegt der ganze Schwerpunkt der Farbstoffversuche. Da beim Frosch im ganzen eine geringere Ausscheidung von Farbstoff für alle verschiedenen Farbstoffe besteht, so liegt die Annahme nahe, dass hier das erwähnte Filter engere Poren besitzt als bei Säugetieren. Darum bleiben bei Patentblau V grössere Farbstoffmengen im Filterschlauch (das wären die Zellen der Kanälchenwandung) hängen und erzeugen die Granulafärbung, darum treten hochkolloidale Farbstoffe wie Diamingrün B beim Frosch gar nicht in den Urin über, während dies bei der Maus noch geschieht.

Wir werden später sehen, dass genaue Parallelbeobachtung der eintretenden Nierenfärbung und der Urinausscheidung zu dem Schlusse führt, dass Ausscheidbarkeit (abhängig von der Diffusibilität) und Grösse des Färbungseffektes in den Nierenzellen in umgekehrtem Verhältnis zueinander stehen.

Die hohe Bedeutung der Diffusibilität für den vitalen Färbungseintritt bei sauren Farbstoffen zeigen auch die Versuche an Pflanzen von Ruhland und Küster. Ohne hier auf die Kontroverse dieser Forscher in einzelnen Punkten einzugehen, bleibt es hervorzuheben, dass durch ihre Versuche die Abhängigkeit der Vitalfärbung mit sauren Farbstoffen von der Diffusibilität der Farbstoffe bewiesen ist. Die auffallende Tatsache, dass Overton und in seiner ersten Publikation

auch Ruhland die vitalfärberischen Eigenschaften der sauren Farbstoffe entgangen waren, erklärt sich aus der Versuchsanordnung. Bis vor wenigen Jahren wurden zu solchen Versuchen von den Botanikern gemeinhin Algenfäden verwandt, die in der Farblösung schwimmend bequem unter dem Mikroskop beobachtet wurden. Die Entdeckung der Vitalfärbung mit sauren Farbstoffen bei Pflanzen geschah erst, als lebende Sprossen nur in die Farblösung eingetaucht wurden und so vermöge der Transpiration ein reger Flüssigkeitswechsel ermöglicht wurde. Versuche an tierischem Material zeigen, dass auch hier besonders Zellen von den sauren Farbstoffen bevorzugt werden, die einem regen Flüssigkeitswechsel oder einer starken Durchströmung ausgesetzt sind. Solche Zellen sind ja in den Bindegewebszellen (sog. Pyrrholzellen Goldmanns) zweifellos vorhanden. Besonders aber trifft dies für die Nierenzellen zu. Andererseits tritt auch bei tierischem Material nur im lebenden Organismus mit seinen Flüssigkeitsströmungen eine Vitalfärbung mit sauren Farbstoffen ein. Isolierte, frisch dem getöteten Tiere entnommene Zellen hat man noch nicht sich in sauren Farbstofflösungen färben sehen, falls nicht durch eine diffuse Färbung der Eintritt des Zelltodes angezeigt wird.

Die Versuche mit lebenden in Farbstofflösungen eingetauchten Sprossen haben also ergeben, dass auch hier nur solche Farbstoffe färben, die unterhalb einer gewissen Grenze der Kolloidität liegen. Suspensionen und ein grosser Teil der Suspensionskolloide färben nicht, alle hydrophilen Kolloide und stark diffusiblen färben fast ohne Ausnahme.

Untersuchungen von ganz besonderem Werte und Umfang sind für diese Frage in den letzten Jahren von W. Schulemann angestellt worden, die deshalb so wichtig sind, weil sie unter besonderer Berücksichtigung auch des chemischen Baues der Farbstoffe ein für über 600 saure Farb- und andere Stoffe gültiges Wirkungsgesetz zutage förderten.

In einer kurzen Mitteilung, die nach Abschluss meiner Arbeiten in der Deutschen med. Wochenschr. Nr. 30, 1914 erschien, kommt Schulemann mit Evans und Wilborn zu dem Schluss: „Die Verteilung saurer Farbstoffe im Tierkörper ist abhängig von ihrem physikalischen Lösungszustand.“ Dieses Resultat ist um so bemerkenswerter, als Schulemann in seinen früheren Publikationen bei Benutzung einer sehr grossen Anzahl von Farbstoffen von der Theorie Ehrlichs ausgegangen war. Danach sollte die Farbwirkung an bestimmte Rezeptoren im Protoplasma gebunden sein, mit denen nur ganz bestimmt charakterisierte Gruppen im Farbstoffmolekül reagieren sollen. Diese Chemozeptorentheorie hat sich bei systematischer Durchprüfung für die Vitalfärbung mit sauren Farbstoffen als unhaltbar erwiesen. Dagegen ergab die genaue Beobachtung des Lösungszustandes der Farbstoffe, dass ganz allgemein für ihre Farbwirkung rein physikalische Gesichtspunkte in Betracht kommen.

Es haben sich also in den Schulemannschen Untersuchungen dieselben Gesichtspunkte als wertvoll erwiesen, die auch ich für die Erklärung der Farbstoffausscheidung herangezogen habe. Wie wir unten noch sehen werden, lassen sich sämtliche Färbungsphänomene, die in der Niere bei der Farbstoffelimination auftreten, unter dem Gesichtspunkt der Diffusibilität erklären, und es lässt sich auch ein mechanisch einigermassen befriedigendes Bild von dem Zustandekommen dieser Färbungen gewinnen.

### 3. Form der Farbstoffausscheidung.

Von allen Untersuchern wird allgemein das eine als feststehend angenommen, dass der Ausscheidungsort für Lösungsmittel und gelöste Harnbestandteile in den proximalen Teilen des Kanalsystems zu suchen sei. Die jetzt gangbarste Ansicht ist die, dass Wasser und allenfalls leicht diffusible Salze durch

den Glomerulus, sei es durch Filtration oder Sekretion, hindurchtreten, dass aber die „spezifischen" Harnbestandteile wie Harnstoff und Harnsäure durch die Epithelzellen der Hauptstücke gesammelt und sezerniert werden.

Von dieser Ansicht gibt es nun sehr zahlreiche Variationen, die einesteils die Funktion des Glomerulus betreffen, indem manche ihn am liebsten ganz ausschalten möchten, andere ihn nur zur Lieferung des Harnwassers heranziehen wollen. Besonders aber scheint sich in den letzten Dezennien die Ansicht von einer „sekretorischen" Funktion der Zellen in den Hauptstücken als unumstössliche Tatsache festgesetzt zu haben. Diese Ansicht fand ihre erste kräftige Stütze in Heidenhains Versuchen über Farbstoffausscheidung. Seitdem sind 40 Jahre lang mit den verschiedensten Farbstoffen Experimente an der Niere angestellt worden, die sämtlich mit geringen Ausnahmen für die sekretorische Funktion der Nierenzellen sprachen. Besonders verlockend wurde das Problem, seitdem man u. a. in den Karminpräparaten Farbstoffe kennen lernte, die in Granulaform die Hauptstückzellen erfüllten; nichts war natürlicher, als in diesen Farbstoffgranula, analog mit anderen Drüsen, das Resultat einer sekretorischen Arbeit der Drüsenzellen zu erblicken und anzunehmen, dass in ihnen die Form zu sehen sei, in der der Farbstoff die Niere verlässt. So findet man denn bis in die neueste Literatur die Ausscheidung der Farbstoffe in den Hauptstücken als eine Tatsache angeführt, mit der man unbedingt rechnen müsse. In dem gleichen Sinne sprachen der Nachweis von Harnsäure, Hämoglobin u. a. „physiologischen" Stoffen in den Zellen der Hauptstücke bei forcierter Ausscheidung, wenn auch gerade bei diesen Untersuchungen die Möglichkeit einer Färbung gelegentlich einer resorbierenden Tätigkeit der Epithelzellen in Betracht gezogen wurde. Von keinem Untersucher ist einwandfrei erwiesen, dass die Granula auch die Zellen verlassen. Bestimmtere Vor-

stellungen über die Art der Sekretion in granulärer Form wurden erst von Gurwitsch (1902) gemacht, der die Sammlung und Konzentrierung des Farbstoffes in besondere Vacuolen verlegte, die dann nach Art kontraktiler Vacuolen den gesammelten Farbstoff durch den Bürstensaum in gelöster Form hindurchpressen sollten. Gurwitsch schloss auch aus differenten Bildern in benachbarten Kanälchen auf ein Wanderungsvermögen der Vacuolen von der Basis der Zelle nach dem Lumen. Wie die eingehende Besprechung des Zustandekommens der Granulafärbung ergeben wird, ist Gurwitsch entgangen, dass es sich hier um verschiedene Stadien eines im Verlaufe des gleichen Kanälchens allmählich eintretenden Speicherungsprozesses handelt. Es würde zu weit führen, wollte ich alle auf ungenügende Beobachtungen gegründeten Schlüsse diskutieren, die sich im Verlaufe der Untersuchungen bei den verschiedenen Forschern ergeben haben. Ein Teil der Fehlresultate ist schon in der einleitenden Literaturbesprechung erwähnt. Es genügt somit vollkommen, wenn hier festgestellt wird, dass alle Beobachtungen, aus denen auf eine Ausscheidung der Farbstoffe in granulärer Form geschlossen wurde, ungenau angestellt worden sind.

Es ist das grosse Verdienst von Aschoffs Schüler Suzuki, zum ersten Male genau das Zustandekommen der Granulafärbungen in den Nierenepithelien im Verlaufe der Farbstoffausscheidung studiert zu haben. Dabei stellte sich das überraschende Resultat heraus, dass die Granula mit der Ausscheidung direkt nichts zu tun haben, sondern eine bisher unaufgeklärte Speicherung von Farbstoff im Nierengewebe bedeuten. Suzukis Resultate, die nur auf Grund von Versuchen mit Lithionkarmin gewonnen waren, werden durch meine Versuche vollauf bestätigt. Es wird in einem anderen Kapitel auseinandergesetzt, wie die Speicherung zustande kommt und

welche Faktoren dabei eine Rolle spielen. Hier genügt es, festzustellen, dass erkennbare granuläre Färbungen über den Weg, den der Farbstoff bei der Ausscheidung nimmt, keinerlei Aufschlüsse geben.

Nur eines ist nunmehr völlig gesichert: Der Farbstoff tritt in gelöster Form durch die Nierenzellen hindurch. Ferner ist sicher: Irgendwie muss ein Farbstoffstrom die Zellen der Hauptstücke durchsetzen, ein Farbstoffstrom, aus dem heraus in bestimmten Teilen der Zellen Farbstoff zurückgehalten, d. h. gespeichert wird.

In welcher Richtung dieser Strom die Zellen durchsetzt, ob auf dem Ausscheidungswege oder gelegentlich einer Rückresorption, ein Problem, das für die Nierenphysiologie von grosser Bedeutung ist, ist nunmehr wieder in anderer Form zur Diskussion gestellt. Unten, nach Besprechung der Speicherungserscheinungen, soll hierauf eingegangen werden.

Da eine granuläre Ausscheidung von Farbstoff nicht existiert, ist die erste Aufgabe, eine Vorstellung von der Ausscheidungskonzentration des Farbstoffes bei dem ersten Austritt aus dem Blute zu gewinnen.

Aus meinen Versuchen können nur relative Schlüsse über diese Konzentration erhalten werden. Es handelt sich zunächst nur darum, festzustellen, ob bereits die Ausscheidungszellen eine Konzentrationsarbeit leisten, so dass also aus dem Blute ein in bezug auf den Farbstoff konzentrierteres Sekret geliefert wird. Darauf lief ja die bisherige Vorstellung von der Farbstoffausscheidung hinaus. Zu dieser komplizierten Frage gebe ich folgende Beiträge:

Bei weniger dispersen Farbstoffen wie Trypanblau, Lithionkarmin, Bayrisch Blau, die in sehr starker Konzentration im Blute transportiert werden, ist auf der Höhe der Ausscheidung das Blut im mikroskopischen Schnitt in-

tensiv gefärbt (s. Fig. 14). Das Glomerulusepithel und die Zellen der Tubuli contorti zeigen abgesehen von dem Beginn der Speicherung keinerlei Färbung, speziell keine diffuse Durchtränkung mit Farbstoff. Tritt in einigen Zellen diffuse Färbung auf, so ist dies ein sicheres Anzeichen für eine eingetretene Schädigung. Diffuse Färbungen in grösserem Umfang kommen auch, abgesehen von mangelhafter Fixierung, dann manchmal vor, wenn besonders grosse Farbstoffmengen injiziert werden. Dann finden sich aber auch viele degenerierende Kerne; zudem treten solche Zustände erst in späteren als den hier zu besprechenden Stadien auf. Daraus, dass eine diffuse Färbung ausbleibt, andererseits aber in den Blutgefässen eine starke Färbung des Blutserums zu erkennen ist, geht schon mit Sicherheit hervor, dass der „provisorische" Urin in vielen Fällen bedeutend schwächer konzentriert sein muss als das Blutserum.

Ich muss hier gleich einem Einwand begegnen, der sich darauf beziehen könnte, dass ja durch die Fixierung gelöster Farbstoff ausgelaugt worden sein könnte. Das ist nun im höchsten Grade unwahrscheinlich, denn einmal müsste er ja dann am ehesten aus dem Blutserum und aus der Injektionsstelle in die Fixierungsflüssigkeit übertreten. Diese bleibt aber bei regelrechter Fixierung durchaus farblos. Weiterhin werden wir aber sehen, dass bei stärker dispersen Farbstoffen auf der Höhe der Ausscheidung tatsächlich diffuse Färbungen eintreten, die auch nach der Fixierung erkennbar bleiben. Somit darf es als sicher gelten, dass wirklich bei guter Fixierung eine diffuse Zelldurchtränkung in erkennbarer Konzentration bei den weniger dispersen Farbstoffen nicht vorkommt.

Das Farblosbleiben der Kanälchenwandungen gegenüber der starken Färbung des Blutserums einerseits und der hohen Konzentration des Urins andererseits gibt die Möglichkeit, eine

annähernde Vorstellung von der Konzentration des „provisorischen Harns" zu gewinnen. Bei Trypanblau verlässt der Urin auf der Höhe der Farbstoffausscheidung den Körper mit einem Farbgehalt, der einer ca. 10 fach verdünnten Originallösung entspricht.

Wenn dies die Konzentration sein sollte, in der auch das Blut den Farbstoff in die Harnwege übertreten lässt, so müsste, wie ich mich an Vergleichsuntersuchungen überzeugt habe, an dicken Schnitten unbedingt eine entsprechende diffuse Färbung zu erkennen sein. Eine solche diffuse Färbung tritt aber selbst zur Zeit der stärksten Farbstoffausscheidung in den Harnkanälchen nicht auf. Ich habe mich davon überzeugt, dass man Konzentrationen bis zu 1 : 40 auf 60 μ dicken Schnitten ohne weiteres erkennen müsste, falls die Zellen diffus davon durchtränkt wären. Stets aber sind Färbungen, die bei schwacher Vergrösserung ein diffuses Bild vortäuschen, durch eine helle Granulierung hervorgerufen, die den Beginn einer Speicherung bedeutet. Diffuse Blaufärbungen der Zellen kommen bei guter Fixation in den Stadien der stärksten Ausscheidung nicht vor. Bilder, wie Gross sie als typisch abbildet (Fig. 1 bei Gross 1911), sind mir niemals zu Gesicht gekommen. Diffuse Blaufärbungen, die aber gewöhnlich nur die Lumenseite der Zelle betreffen, sind stets Zeichen beginnender Zellschädigung und treten zu Zeiten auf, wo auch die Zusammenklumpung der Granula das Erlahmen der Speicherungskraft der Zellen demonstriert.

Die Tatsache des Fehlens einer diffusen Zelldurchtränkung beweist somit unzweifelhaft, dass Trypanblau in einer Konzentration aus dem Blute tritt, die geringer ist als 1 : 40, es müsste denn sein, dass durch unbekannte Reduktionsvorgänge in den Zellen eine vorübergehende Entfärbung einträte, wofür jedoch keinerlei Anhaltspunkte gefunden wurden. Wir können deshalb annehmen, dass bei diesen geringdispersen Farbstoffen

die Konzentration des provisorischen Harns unterhalb der Grenze mikroskopischer Sichtbarkeit, d. h. unterhalb 1 : 40, liegt.

Aus diesen Betrachtungen geht auch ohne weiteres hervor, dass die blosse Verfolgung der Farbstoffausscheidung uns kein Mittel an die Hand gibt, den Ausscheidungsort des Farbstoffes zu bestimmen. Ebensowenig wie das Farblosbleiben des Glomerulus gegen einen Durchtritt des Farbstoffes an dieser Stelle spricht, ebensowenig beweist das Fehlen einer diffusen Zelldurchtränkung in den Hauptstücken die Unmöglichkeit, dass der Farbstoff durch diese in das Lumen der Harnkanäle hineingelangt.

Nur kann für Trypanblau festgestellt werden: Eine Konzentrierung des Harnes in bezug auf Trypanblau gegenüber dem Blut findet beim Austritt des Farbstoffes aus dem Blute nicht statt.

Ganz dasselbe gilt nun offenbar für Bayrisch Blau, Lithionkarmin, Natronkarmin, Nigrosin, Indulin. Niemals, trotz besonders darauf gerichteter Bemühungen, gelang es, bei ungeschädigten Zellen auf der Höhe der Ausscheidung diffuse Färbung zu beobachten. Dabei lässt das Schnittbild bei Bayrisch Blau, Nigrosin, Indulin eine intensive Blutfärbung erkennen.

Von besonderem Interesse ist andererseits, dass bei höher dispersen Farbstoffen diffuse Färbungen tatsächlich auftreten. Schon Höber und Kempner (1908) und Höber (1909) machten interessante hierauf bezügliche Angaben. Sie fanden, dass hydrophil-kolloide Farbstoffe, zu denen z. B. Bayrisch Blau gehört, intensiv granulär abgelagert wurden, dagegen diffusiblere Farbstoffe wie indigschwefelsaures Natron meist, Ponceau, Anilinorange stets nur diffus färbten. Später (1909) berichtet Höber, dass vorzugsweise auch die Phthaleine, wie Rose bengale, Erythrosin, Cyanosin nur diffuse Färbungsphänomene erzeugen. Diese Farbstoffe gehören aber nach seinen Angaben auch zu den stärker diffusiblen, indem bei ihnen ein

Austritt von Farbstoff im Dialysierversuch bereits nach 2 bis 7 Stunden eintrat. Alle diese Angaben sind allerdings für unsere Zwecke nicht einwandfrei verwertbar, weil nicht ersichtlich ist, in welchem Ausscheidungsstadium sich die untersuchten Nieren befanden.

In meinen eigenen Versuchen mit Patentblau V (s. Protokolle) fand ich eine stärkere Färbung nur auf der Höhe der Ausscheidung (etwa $1^1/_2$ Stunde nach Beginn des Versuches); hier war die ganze Niere diffus von Farbstoff durchtränkt. Charakteristischerweise war die Rinde etwas heller gefärbt als die Markstrahlen und das Mark selbst. Die Färbung konnte auf Speicherung in Granulis nicht bezogen werden. Wir haben hier eine echte Diffusfärbung vor uns. Dass die Diffusfärbung in den Rindenkanälchen heller ist als in den Markanteilen, kann wohl sicher darauf bezogen werden, dass im Mark eine Konzentrierung des Urins in bezug auf den Farbstoff statthat. Bekannt ist nun auch vom indigschwefelsauren Natron, dass sehr häufig, abgesehen von dem ausgefällten Farbstoff im Lumen der Harnkanäle, auch gelöster Farbstoff diffus in den Wandungszellen angetroffen wird. Auch hier tritt dies nur auf der Höhe der Ausscheidung ein, wie meine Versuche lehrten. Dass trotzdem ganz geringe Mengen auch von diesen Farbstoffen gespeichert werden können, lehren verschiedene Angaben in der Literatur. So konnte Arnold bei Anwendung sehr grosser Farbstoffmengen (mehrfache Injektionen in Abständen von je 10 Minuten) in geringer Zahl helle Speicherungsgranula finden. Auch Höber berichtet, in einem Falle solche Granula gesehen zu haben. Bei Patentblau V möchte ich aus dem 3 stündigen Versuche auf eine geringe Speicherungsmöglichkeit schliessen, da hier in einer sonst farblosen Niere ein heller bläulicher Schimmer über der Nierenrinde lag. Aber mit Sicherheit konnten Granula nicht unterschieden werden. Diese Angaben werden hier nur in Erinnerung gebracht, um zu

erklären, dass auch bei den diffusiblen Farbstoffen sehr wohl unterschieden werden kann zwischen Diffusfärbungen und Granulafärbungen. Somit schliesse ich mich völlig der Ansicht Höbers an, dass in diesen Fällen Diffusfärbungen als normal betrachtet werden können. Für mich sind sie der Ausdruck eines Flüssigkeitsstromes, der die Zellen mit einer Farbstoffkonzentration durchsetzt, die auch im mikroskopischen Bilde sichtbar wird. Besteht nun die Ansicht zu Recht, so ist damit ein guter Anhaltspunkt für die Permeabilität der Nierenzellen gegeben. Wir können dann sagen, dass Farbstoffe höherer Dispersität auch in stärkerer Konzentration aus dem Blute durch die Nierenzellen in den Harn übertreten.

Es ist mir allgemein aufgefallen, ohne dass ich dafür bei der Kleinheit meiner Versuchstiere quantitative Belege liefern könnte, dass bei der Ausscheidung diffusiblerer Farbstoffe eine enorme Vermehrung der Harnmenge eintritt. Gerade die starke Diurese bewirkt ja bei diesen Farbstoffen im Verein mit der hohen Farbstoffkonzentration die rasche Hinausbeförderung des gesamten Farbstoffes. Bei weniger dispersen Farbstoffen ist die Diurese im allgemeinen nicht so stark. Diese Tatsachen könnten vielleicht mit der verschiedenen Konzentration des provisorischen Harns in beiden Fällen in Zusammenhang gebracht werden. Ist dieselbe bei hochdispersen Farbstoffen sehr stark, so wird die Konzentrationsdifferenz zwischen Kanälcheninhalt und Blutserum nur gering sein, während umgekehrt bei geringdispersen die Konzentrationsdifferenz als sehr gross angenommen werden muss. Im ersten Falle wird deshalb nur eine geringe Tendenz zur Wasserrückresorption bestehen, während im zweiten Falle Wasser mit grosser Avidität aus dem provisorischen Harn zurückgesaugt wird. Für eine Einengung des Harnes haben sich viele Autoren (ich nenne nur Ribbert) schon früher ausgesprochen und das Auftreten von Cylindern

bei Farbstoffen, die zur Ausfällung im Harn neigen, weist mit aller Deutlichkeit darauf hin.

In meinen Versuchen traf ich körnige Inhaltsmassen im Innern der Harnkanälchen bei indigschwefelsaurem Natron, Bayrisch Blau, Lithionkarmin, Natronkarmin. Die Zeit ihres Auftretens war bei allen wesentlich dieselbe: meist treten sie nur in der Zeit auf, in der sehr hochkonzentrierter Urin abgesondert wird. Demnach zeigen Nieren aus den Anfangsstadien des Versuches bei diesen Farbstoffen ein charakteristisch verschiedenes Bild gegenüber solchen Nieren, durch die die Hauptausscheidung des Farbstoffes bereits erfolgt war. So zeigt Fig. 18 die Lumièrephotographie eines Übersichtsbildes von einer Karminniere im Anfangsstadium: sehr deutlich unterscheiden sich die im Markteil wesentlich liegenden ausgefallenen Karminmassen durch ihre dunkle Farbe von den zart hellrot gefärbten Hauptstücken der Rinde. Fig. 19 gibt ein Übersichtsbild einer Niere 30 Stunden nach der Farbstoffeinspritzung, also nachdem die stärkste Ausscheidung vorüber ist. Hier sind die ausgefallenen Farbstoffmassen bereits völlig geschwunden.

Von manchen Autoren sind solche im Lumen distaler Kanalabschnitte liegende körnige Farbstoffmassen als Beweis dafür angesprochen worden, dass der Farbstoff körnig ausgeschieden werde, besonders hat Schmidt (1889) dieses Argument zum Beweise der körnigen Karminabscheidung heranzuziehen versucht. Es ist leicht, seine Argumente zu entkräften; dies ist zum Teil schon von Suzuki geschehen. Vor allem fehlen in den Stadien, in denen die Ausfällungserscheinungen den grössten Umfang annehmen, noch fast vollständig granuläre Bildungen in den gewundenen Kanälchen. Aber auch das Aussehen beider Formen von Körnern ist so verschieden, dass eine Identifizierung beider kaum möglich erscheint; selbst bei stärkster Ausbildung behalten die in den Hauptstückzellen ge-

speicherten Farbstoffmassen einen durchsichtigen, hellen Ton, der ihnen den Charakter einer allerdings hochkonzentrierten Lösungsform wahrt. Zudem zeigen die in verschiedenen Abschnitten der Hauptstücke eingelagerten Farbstofftröpfchen alle verschiedenen Grade von schwacher zu hoher Konzentrierung nebeneinander ausgebildet. Die cylinderbildenden Inhaltsmassen der Markkanäle, die bei sehr starker Ausbildung auch vereinzelt bis in das Rindengebiet hinaufreichen können, sind dagegen aus unter sich völlig gleichartigen, tief dunkel gefärbten Körnchen zusammengesetzt. Besonders schön zeigt die völlige Verschiedenheit beider Körnchenformen Bayrisch Blau, da hier auch ihr Farbenton verschieden ist. Die Inhaltsmassen in den Markkanälen sind aus tief dunkelviolett gefärbten Körnchen zusammengesetzt (Figg. 20 u. 30). Dagegen behalten auch die stärkst konzentriertesten Tröpfchen in den Hauptstückzellen stets einen hellen, mehr grünlich-blauen Farbenton. Bei Bayrisch Blau lässt sich auch mit Sicherheit zeigen, worauf dieser Unterschied beruht; Bayrisch Blau wird durch Salzsäure ausgefällt; behandelt man ein Nierenstückchen einer Bayrisch Blau-Maus zwecks Isolation mit Salzsäure, so sind die Hauptstückzellen mit tief dunkelvioletten Körnchen erfüllt, die den gleichen Charakter besitzen wie die normalerweise die Cylinder zusammensetzenden Körnchen (s. Figg. 26 u. 27). Aus diesem Verhalten ergibt sich, dass die Farbstoffcylinder von ausgefälltem Farbstoff gebildet sind, und weiter, dass die den Cylinder zusammensetzenden Farbstoffkörnchen mit den Farbstoffgranulis der Zellen nicht identisch sind.

Welche Ursachen zur Ausfällung der Farbstoffe führen, erscheint nicht schwer zu beantworten, sobald man die Möglichkeit einer Eindickung des Harns durch Rückresorption von Wasser zugibt. Nach den vorausgegangenen Erörterungen, aus denen sich ergab, dass die Farbstoffe an dem Ausscheidungsorte in einer je nach ihrem Dispersitätsgrade verschieden

starken, aber doch immer dem definitiven Harne gegenüber sehr verdünnten Form abgesondert werden, wird die Möglichkeit einer Wasserrückresorption zur notwendigen Voraussetzung für das Zustandekommen des definitiven Harnes erhoben. Die Ausfällung der Farbstoffe ist uns danach ein wertvolles Zeichen für die in den unteren Kanalabschnitten wachsende Eindickung des Harnes. Zu derselben Ansicht ist Suzuki gekommen, der die Niere in einen absondernden und einen Wasser resorbierenden Abschnitt einteilt, wobei der letztere Abschnitt alle Teile der Nierenkanälchen von den Henleschen Schleifen abwärts umfasst. Der absondernde Abschnitt, Glomerulus und Hauptstück, ist durch einen besonderen Bau vor den resorbierenden Teilen des Kanälchens ausgezeichnet. Über die Frage, ob die Ausscheidung des Farbstoffes im Hauptstück oder im Glomerulus, oder in beiden zu suchen ist, soll am Schluss noch abgehandelt werden. Hier sei nur darauf hingewiesen, dass die Hauptstücke durch die eigentümliche Abgrenzung ihrer Zellen gegen das Lumen ihre einzigartige Bedeutung allen übrigen Teilen der Niere gegenüber erweisen. Wie sich besonders aus den Erörterungen des Schlusskapitels ergeben wird, ist es sehr wohl möglich, dass der Bürstensaum als eine mehr lockere Abgrenzung der Zelle für das Eindringen auch grösserer Farbstoffmoleküle in die Zelle verantwortlich zu machen ist. Im Gegensatz dazu scheint die scharfe Abgrenzung der Zellen in den Henleschen Schleifen, Schaltstücken und Sammelröhren das Eindringen gelöster Substanzen in die Zellen zu verhindern; tritt an diesen Stellen eine allerdings nicht aufgeklärte rückresorbierende Kraft in Wirksamkeit, so kann nur Wasser resorbiert werden, da die Zellwandung für gelöste Stoffe nicht durchlässig ist; das Resultat dieses Vorganges ist die Eindickung des Harnes.

Kurz zusammengefasst gelangten wir zu dem Ergebnis, dass an dem Durchtrittsort der Farbstoffe in die Harnwege, aus

dem Blut eine verdünnte Farbstofflösung bei allen untersuchten Farbstoffen abgepresst wird. Es bestehen gewichtige Gründe dafür, dass dieser provisorische Urin relativ um so konzentrierter ist, je stärker dispers der Farbstoff ist, wobei die Konzentration, in der das Blut die Farbstoffe enthält, zunächst nicht massgebend ist. Selbstverständlich wird die letztere eine grosse Rolle spielen für die Ausscheidungsgeschwindigkeit; massgebend für die Durchtrittsgeschwindigkeit ist aber bei gleicher Blutkonzentration offenbar der Dispersitätsgrad des Farbstoffes.

### 4. Die Speicherung der Farbstoffe in der Niere.

In irgend einer Phase des im vorigen Kapitel besprochenen Ausscheidungsprozesses treten nun die Färbungsphänomene ein, die lange Zeit für die Ausscheidungsphase des Farbstoffes gehalten wurden. Es handelt sich hier um die vielfach beschriebenen granulaförmigen Ablagerungen in den Zellen der Tubuli contorti. Für die Beurteilung dieser Farbstoffgranulationen kommt nun vor allem neben der Kenntnis ihrer Lokalisation die Erforschung ihres Auftretens und ihres Schicksals in Betracht.

#### Das Zustandekommen der Granulafärbungen in den Nierenepithelien.

Die eingehendsten Beobachtungen stellte ich mit Trypanblau an. Mit den anderen benutzten Farbstoffen wurden stets so viel Versuche angestellt, dass eine Beurteilung des Zustandekommens der Färbung möglich war. Ich will hier gleich vorausschicken, dass meine Untersuchungen in weitem Umfange die Resultate bestätigen, die Suzuki mit Lithionkarmin erhielt. Da von mir stets mit subkutanen Injektionen gearbeitet wurde, so mag der erste Anfang der Granulafärbung infolge des allmählichen Anwachsens der Farbstoffkonzentration im

Blute etwas später eingetreten sein, als diese nach einer intravenösen Injektion eintreten würde. Immerhin berichtet Gross (S. 567) von Versuchen, bei denen trotz intravenöser Injektion nach $1^1/_2$ Stunden in den Hauptstücken erst hellblaue Granula zu erkennen waren. Die ersten Anfänge einer Speicherungsfärbung waren in meinen Versuchen nach 2 Stunden sichtbar. Hier, ebenso wie bei $2^1/_2$- und 3stündigen Versuchen (siehe Fig. 14), fällt am dicken ungefärbten Gefrierschnitt eine hell bläuliche Färbung der an die Glomeruli anschliessenden Teile der Hauptstücke auf. Auf dünnen Schnitten sind die Granula, an Zahl und Intensität der Färbung nur schwach ausgebildet, sehr schwer zu erkennen. Sie liegen dicht unter dem Bürstensaum, ziemlich unregelmässig angeordnet. Das einzige, was in bezug auf die Anordnung an Regelmässigkeit zu erkennen ist, ist die innige Beziehung zum Bürstensaum. Die Granula liegen in diesem Stadium durchaus in der Lumenhälfte der Zelle. Einem etwas älteren Stadium ($2^1/_2$ Stunden) entstammt Fig. 29. Hier ist die Anzahl sowohl wie die Färbungsintensität der Granula bedeutend vermehrt. Das abgebildete Kanälchen schliesst sich unmittelbar an den Glomerulus an und zeigt sehr schön, wie hier bereits die Granula in mehreren Schichten angeordnet sind, so dass von nun an geeignete Stellen eine sehr schöne Reihenanordnung aufweisen. Nicht immer lässt sich diese Reihenanordnung auffinden. Ich richtete deshalb mein besonderes Augenmerk darauf, unter welchen Umständen die Anordnung eine so grosse Regelmässigkeit annimmt. Da fiel mir ganz allgemein auf, dass in diesen und darauffolgenden Stadien, solange das Zellprotoplasma noch nicht übermässig mit Farbstoff beladen ist, es stets ein wenig oder stark erweiterte Kanälchen sind, in denen die Reihenanordnung besonders schön zutage tritt (vgl. Figg. 39, 40, 36, 32, 29). Mit einem gewissen Grade von Erweiterung tritt auch der Bürstensaum besonders gut hervor und ist dann in Gefrierschnitten von mit Formol fixierten Nieren gut zu sehen.

Im Fortschreiten der Färbung, wie es in den ersten 30 Stunden nach der Injektion von Trypanblau statthat, vermehrt sich einesteils die Zahl der Granula in den Zellen, und ihre Intensität nimmt fortdauernd zu. Ferner betrifft die Färbung, in distaler Richtung sich ausbreitend, immer grössere Anteile der Hauptstücke.

Dass die Zahl gefärbter Granula in den Nierenzellen zunimmt, ergab eine Zählung mit Immersion und Co. Ocular 12. Dieselbe wurde an äquivalenten Orten (Kapselanteil der Hauptstücke) vorgenommen. Die erhaltenen Zahlen stellen einen Durchschnittswert einer grösseren Anzahl von Zählungen dar.

Im Anfangsteil der Hauptstücke enthält eine Zelle:

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $2^1/_2$ | Stunden | nach | der | Injektion | 10—12 | Granula |
| 3 | ,, | ,, | ,, | ,, | 18—20 | ,, |
| 6—7 | ,, | ,, | ,, | ,, | 28—30 | ,, |
| $7^1/_2$ | ,, | ,, | ,, | ,, | 32 | ,, |
| 18 | ,, | ,, | ,, | ,, | 35—40 | ,, |

Selbstverständlich gibt die Tabelle keine absoluten Werte, zeigt aber immerhin zur Genüge, dass, selbst grosse Fehlerquellen zugegeben, eine fortschreitende Vermehrung der Granulamengen statthat.

Was die Farbe der Granula betrifft, so ist beim Vergleich verschiedener Präparate eine Zunahme der Intensität ohne allen Zweifel vorhanden. Nur ist dieselbe nicht leicht quantitativ zu fassen. Aber jeder, der eingehend ein Präparat einer 3 stündigen Niere mit dem einer 24 stündigen vergleicht, wird von dem ganz hellen Charakter der Granula in ersterer gegenüber dem tiefdunkelblauen Farbenton überrascht sein, den maximal beladene Granula aufweisen (s. Figg. 29 u. 32).

Die Zunahme der Zahl einerseits und der Färbung der einzelnen Granula andererseits machen es absolut sicher, dass keineswegs während dieses Prozesses gefärbte Granula die Zelle verlassen. Das wird vor allem dann einleuchtend werden, wenn

wir nun die dritte oben erwähnte Art der Färbungszunahme besprechen: Die allmähliche Ausbreitung der Färbung in distaler Richtung der Kanälchen. Hierüber erhielt ich sehr gute und einwandfreie Aufschlüsse durch die Isolationsmethode, die sich bei Trypanblau, Bayrisch Blau, Trypanrot und bei Pyrrholblau anwenden liess. Für Trypanblau erhellt die prozentuale Zunahme der Färbung, auf die Gesamtlänge eines Hauptstückes bezogen, aus folgender Tabelle:

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| nach | 7 | Stunden | waren | 27% | der | Gesamtlänge | gefärbt, |
| „ | 10 | „ | „ | 63% | „ | „ | „ |
| „ | 12 | „ | „ | 70% | „ | „ | „ |
| „ | 18 | „ | „ | 90% | „ | „ | „ |
| „ | 24—30 | „ | „ | 100% | „ | „ | „ |

Zur Ergänzung der Tabelle sei noch einiges gesagt. Zunächst: Wie verhalten sich die einzelnen Hauptstücke untereinander? Seit Heidenhain ist man sehr vielfach der Meinung gewesen, die einzelnen Kanälchen funktionierten alternierend. Auf Nierenschnitten sind meistens von allen sichtbaren angeschnittenen Kanälchen nur ein Teil mit Farbstoff beladen. Stets aber sind die einzelnen Kanälchenquerschnitte verschieden stark gefärbt. Schon Suzuki äusserte, dass diese Tatsachen wohl von der verschiedenen Färbung der einzelnen Kanälchenabschnitte herrührten und spricht sich für ein gleichmässiges Funktionieren aller Einzelkanälchen einer Niere aus. Das wird nun durch die Isolationen absolut sicher erwiesen. Bei den ca. 100 von mir im isolierten Zustande betrachteten vital gefärbten Nieren ist mir nicht ein einziges Kanälchen vorgekommen, das etwa ohne Farbeinlagerungen geblieben wäre, wenn die übrigen Kanälchen derselben Niere solche zeigten. Dabei kamen mir von jeder Niere eine grosse Anzahl von Kanälchen zu Gesicht. Die strenge Gesetzmässigkeit, die in dieser Beziehung vorherrscht, erhellt aber besonders aus folgenden Tatsachen, die auch zur Aufstellung obiger Tabelle dienten.

Bekanntlich sind die einzelnen Hauptstücke in einer Niere sehr verschieden lang. Die Messungen Peters (1909) ergaben für die Kanälchen der Mäuseniere Längenunterschiede von 1,8 bis 4,2 mm. Ich selbst kann nach einer grossen Anzahl von Messungen berichten, dass ich noch erheblich grössere Schwankungen fand. Bei einem noch nicht ganz ausgewachsenen Tier betrug die Länge z. B. zwischen 1,1 und 4,0 mm. Ausgewachsene Tiere haben nicht selten über 5 mm lange Hauptstücke. Zu langen Kanälchen gehören nun stets auffallend grosse Glomeruli, während die ganz kleinen Kanälchen auch sehr zierliche kleine Glomeruli besitzen. Nun erscheint mir von besonderem Interesse, dass die Messungen an Kanälchen einer Niere ergeben, dass bei jeder Niere ein konstantes Verhältnis der Länge des gefärbten Anteiles zu der Gesamtlänge des Kanälchens aufzufinden war, dass also die Ausdehnung der Färbung von der Kanälchenlänge abhängt. Diese Tatsache beweist aufs schönste, dass die Mäuseniere aus einer grossen Anzahl gleichmässig und gleichzeitig funktionierender Einzelsysteme zusammengesetzt ist.

Was nun die Anordnung der Färbung betrifft, so geht aus den Autochromaufnahmen hervor, dass die Färbung während des Stadiums ihrer Zunahme stets am Glomerulus am stärksten ist und in distaler Richtung kontinuierlich abnimmt (s. Figg. 22 bis 27). In den distalsten Partien wird dabei die Färbung so zart, dass sie im Isolationspräparat sehr schwer zu erkennen ist. Überhaupt wird bei Trypanblau wenigstens stets ein geringer Teil des Farbstoffes durch die Salzsäure extrahiert, so dass die gewonnenen Zahlen etwas zu niedrig sind. Aber bei der Gleichmässigkeit der Behandlung können sie doch als Vergleichsmaterial durchaus verwertet werden.

Meine Resultate stimmen, wie ersichtlich, sehr gut mit den von Suzuki an Lithionkarmin gewonnenen Vorstellungen überein. Nur kann ich nach Betrachtung der Isolationspräpa-

rate eine strenge Einteilung des Hauptstückes in vier Abschnitte nicht vornehmen. Suzuki selbst sagt ja, dass zwischen allen Abschnitten Übergänge bestehen. Mir scheinen die Übergänge so allmählich (s. besonders Figg. 26 u. 27 für Bayrisch Blau), dass ich in dem Stetigen der Färbungsabnahme das Charakteristische des Bildes erblicken möchte. Die von Suzuki gefundene isolierte Schädigung einzelner Teile des Hauptstückes durch verschiedene Gifte kann ja auch andere Ursachen haben als die, die zu einer Speicherung von Farbstoffen führen. Die Karminpräparate sind gegen Salzsäure nicht resistent und konnten deshalb mit dieser Methode nicht untersucht werden. Die Vergleiche der Schnittbilder geben wie auch für andere Farbstoffe, so für die Karmine, das identische Verhalten derselben in der Anordnung der Färbung (s. die Übersichtsbilder Figg. 18 u. 19).

Besonders schön eignete sich auch Bayrisch Blau zur Isolation; durch die Salzsäure tritt ein Farbumschlag der Speicherungsfärbung in ein Dunkelviolett ein, während im Präparat, das mit Formol fixiert ist, und auch im frischen Zustand, die Granula einen blaugrünlichen Farbenton besitzen. Das durch die Salzsäure erzeugte Violett ist das gleiche, in dem die in den Schleifen und Sammelröhren befindlichen Cylinder ohne jede Behandlung erscheinen (vgl. Figg. 20 mit 26—28) und dürfte deshalb auf eine Fällung des Farbstoffes hindeuten. Diese Fällung mag auch bewirken, dass der Farbstoff vollständiger bei der Isolation fixiert wird und deshalb die Kanälchen so ausserordentlich stark gefärbt erscheinen. Immerhin lässt sich erkennen, dass bei Bayrisch Blau viel rascher ein Höhepunkt der Färbung erreicht wird, als bei Trypanblau (s. Abb. 4, S. 168). Schon nach 10 Stunden ist im Verlaufe des ganzen Kanälchens eine Färbung eingetreten. Dass trotzdem bis zu 20 Stunden eine Zunahme der Färbung erfolgt, zeigt die prozentuale Zunahme des stark gefärbten Anfangs-

teiles, der nach 10 Stunden erst 23%, nach 14 Stunden 42%, nach 20 Stunden 47% der Gesamtlänge ausmacht. Wir dürfen demnach den Höhepunkt der Färbung bei Bayrisch Blau zwischen 14 und 20 Stunden annehmen. Nach 30 Stunden ist stets schon eine beträchtliche Abnahme der Färbung erfolgt.

Alle übrigen Farbstoffe, die gespeichert werden, folgen, wie man sich an dicken Schnitten überzeugen kann, demselben Schema in der Anordnung der Rindenfärbung.

Eine Ausnahme macht unter meinen Farbstoffen nur Pyrrholblau. Hier findet sich besonders in früheren Ausscheidungsstadien zur Zeit der Speicherungszunahme (48 bis 80 Stunden) das Maximum der Färbung in den mittleren Teilen der Hauptstücke (s. Tab. Abb. 11 auf S. 215); von diesem Maximum aus nimmt die Färbung nach oben und unten hin ab. Später, nach 90 Stunden usw., ist das Hauptstück in dem grössten Teil seiner Länge auffallend gleichmässig stark gefärbt (s. Fig. 21). Bedeutsam ist, dass Pyrrholblau ein ganz wenig disperser Stoff ist, der trotz hoher Blutkonzentration nur in sehr geringen Quantitäten im Urin erscheint. Dieses abweichende Verhalten von Pyrrholblau wird uns unten noch beschäftigen. Diamingrün B, ein ähnlich sich verhaltender Farbstoff, ist im Blute stets nur in ganz geringen Quantitäten vorhanden und wird in so geringer Menge durch die Niere befördert, dass nur eine schwache ständig zunehmende Färbung in der Niere entsteht. Die Beurteilung der Farbstoffanordnung ist hier sehr schwer.

### 5. Beziehungen zwischen Farbstoffausscheidung und Speicherung.

Die Konzentrationskurve des Urins und der Verlauf der Speicherung gehen bei allen untersuchten Farbstoffen nicht parallel. Abb. 4, S. 168 erläutert die Beziehungen beider für Bayrisch Blau. Man erkennt, dass die Färbung erst erkennbare Grade annimmt, während der Urin schon maximale Kon-

zentrationen enthält. Während der Zeit der stärksten Farbstoffausscheidung nimmt die Nierenfärbung allmählich zu.

Diese Zusammenstellung beweist also absolut sicher die von Suzuki ausgeführte Zusammenhanglosigkeit von Farbstoffausscheidung und Nierenfärbung.

Der in den Nierenzellen granulär sichtbare Farbstoff befindet sich nicht auf dem Ausscheidungsweg.

Andererseits ergibt die Betrachtung der Tabelle und die Beachtung der in den Versuchsprotokollen niedergelegten Resultate, dass in anderer Weise ein sehr inniger Zusammenhang zwischen Farbstoffausscheidung und Speicherung besteht. Zur Erläuterung dieses Zusammenhanges müssen wir erst die Schicksale der Granulafärbung zur Zeit der Abnahme der Urinkonzentration betrachten. Wie aus den Protokollen ersichtlich ist, schwankt sowohl die Urinkonzentration wie die Nierenfärbung bei den einzelnen Tieren in späteren Untersuchungsstadien beträchtlich. Eine Ursache konnte hier darin gefunden werden, dass die injizierten Farbstoffmengen verschieden gross waren, was nach der Menge des an der Injektionsstelle noch vorgefundenen Farbstoffdepots beurteilt werden konnte. Ob aber hier noch andere Ursachen mit hereinspielen, ist nicht klar. Individuelle Schwankungen, je nach Zusammensetzung des Blutes usw., mögen hier von Bedeutung sein. Gerade diese Schwankungen in der Urinkonzentration haben für uns Interesse, weil mit ihnen auch Schwankungen in der Intensität der Kanälchenfärbung auftreten.

Während bei Trypanblau zwischen 30 und 50 Stunden stets die Gesamtlänge der Kanälchen eine Färbung aufweist, kann nach 70 Stunden schon ein Sinken auf 70% beobachtet werden. Andererseits kann bei 86 Stunden noch eine Färbung zu finden sein, die sich über 95% der Kanälchenlänge erstreckt. Nun ist bei dem letztgenannten Versuche noch eine hohe Blut-

konzentration und eine hohe Urinkonzentration vorhanden, während bei dem ersterwähnten Versuche das Farbstoffdepot nach 70 Stunden bereits völlig aufgebraucht war. Ebenso zeigte sich in den übrigen Versuchen von längerer Dauer ein Zusammenhang zwischen Gehalt an gelöstem Farbstoff in Harn und Blut und Grad der Färbungsintensität in den Hauptstücken. Vorsicht ist in der Beurteilung deshalb geboten, weil man ja immer nur das Endresultat des Versuches zu Gesicht bekommt. Aber stets, wenn nach längerer Farbstoffausscheidung in hoher Konzentration eine mehr oder weniger lange Zeit verstrichen war, in der schwach konzentrierter Urin ausgeschieden wurde, war das Färbungsresultat in der Niere relativ schwach ausgebildet. Es zeigt dann deutlich, dass die Färbung in Rückgang begriffen ist, wie weiter unten besprochen werden soll. Hiernach scheint es also, dass mit dem Augenblick, in dem die Urinkonzentration unter einem bestimmten Grad zu sinken beginnt, der Höhepunkt der Farbstoffeinlagerung überschritten wird.

Wenn wir nun für andere Farbstoffe in gleicher Weise den Höhepunkt der Färbung zu fixieren suchen und damit die Konzentrationskurve des Urins vergleichen, so ergeben sich ganz gleiche Resultate.

| Farbstoff | Die Urinkonzentration sinkt stark ab nach | Der Höhepunkt der Färbung ist überschritten nach |
|---|---|---|
| Lichtgrün S. F. . . | 3 Std. | ? (stets nur sehr schwache Färbung) |
| Wasserblau . . . . | zwischen 10 und 24 Std. | zwischen 10 und 24 Std. |
| Bayer. Blau . . . . | ca. 24 Std. | zwischen 20 und 30 Std. |
| Lithionkarmin . . . | zwischen 24 und 48 Std. | zwischen 24 und 48 Std. |
| Natronkarmin . . . | zwischen 24 und 48 Std. | zwischen 24 und 48 Std. |
| Trypanblau . . . . | zwischen 48 und 80 Std. | zwischen 48 und 80 Std. |

Nebenstehende Tabelle zeigt deutlich, wie die Zeit, zu der ein Zurückgehen der Färbungseffekte zu beobachten ist,

annähernd mit dem Absinken der Urinkonzentration zusammenfällt. Es ist mithin wohl sicher, dass die Färbung in den Hauptstücken in innigem Zusammenhang mit der Ausscheidung der Farbstoffe steht. Es wurde nun oben (S. 249 ff.) darzulegen versucht, dass man gezwungen ist anzunehmen, es durchsetze ein kontinuierlicher Farbstoffstrom die Nierenzellen, der einesteils schwächer konzentriert ist als das Blut und anderenteils schwächer konzentriert ist als der definitive Urin. Es ist nun sehr wohl annehmbar, dass in der Zeit, in der dieser Farbstoffstrom seine höchsten Konzentrationswerte besitzt (zur Zeit der stärksten Farbstoffausscheidung), auch am meisten Farbstoff in den Zellen zurückgehalten wird; in dieser Zeit müsste also eine stetige Zunahme der Retentionserscheinungen (Granulafärbung) zu erwarten sein, was ja auch tatsächlich der Fall ist. Sinkt nun die Konzentration im Harn, so darf auch erwartet werden, dass der provisorische Urin einen minder hohen Farbstoffgehalt besitzt. Er wird also beim Durchspülen der Zellen die Tendenz haben, um so mehr Farbstoff aus den hochkonzentrierten Granulis herauszuspülen, je geringere Konzentrationen er (der Farbstoffstrom) selbst besitzt. Es zeigt sich also, dass die Färbungsphänomene in ihren Schicksalen sehr innig mit der anzunehmenden Konzentrationsänderung des provisorischen Urins zusammenhängen und dies nicht nur bei einem, sondern bei allen untersuchten Farbstoffen. Demnach erscheint es als völlig sicher, dass die Speicherung in Granulis bei der Ausscheidung der Farbstoffe erfolgt und nicht völlig von dieser Ausscheidung abzutrennen ist.

### 6. Schädigung der Nierenzellen durch den Farbstoffimport.

Überblickt man die ganze Reihe der beigefügten Versuchsprotokolle, so ergeben sich an Erscheinungen, die auf Zellschädigung hindeuten, zwei Gruppen. Einer ersten Gruppe zähle ich die von vielen Autoren beschriebenen Arten zu, die

vorwiegend bei leicht diffusiblen Farbstoffen eintreten und in einer diffusen Protoplasmafärbung im Verein mit klumpiger Kernfärbung ihren Ausdruck finden. Das klassische Beispiel bietet hierfür indigschwefelsaures Natron, wenn es intravenös in grossen Mengen appliziert wird. Hierfür sind ja in Heidenhains Arbeiten zahlreiche Belege gegeben, so dass es im Anfange der Anwendung der Methode fast erforderlich schien, die Kernfärbung als typisch für das Gelingen des Versuches anzusehen. Ich selbst habe solche Erscheinungen bei Patentblau V selten, bei Lichtgrün häufiger gefunden. Wasserblau, 3%ig angewandt, ergab reichliche Ausbeute an geschädigten Zellen; die 2%ige Lösung verursachte sehr wenig, die 1%ige niemals Schädigungen der Zellen. Ähnliche von der Konzentration der angewandten Farbstofflösung abhängige Befunde ergaben sich bei Nigrosin und Indulin: 2%ige Lösungen dieser Farbstoffe wurden von den Versuchstieren schlecht vertragen und ergaben reichliche Mengen geschädigter Zellen. Die Karminpräparate zeigten stets nur wenige Zellschädigungen in diesem Sinne. Dagegen war bei Bayrisch Blau unter Anwendung grösserer Farbstoffmengen eine grössere Menge diffus gefärbter Zellen das regelmässige Resultat. Niemals beobachtet wurden diese Erscheinungen bei Trypanblau, Pyrrholblau, Diamingrün B.

Wenn wir also von den schwer zu beurteilenden Farbstoffen Nigrosin und Indulin absehen, so ist ungefähr bei Karminpräparaten die obere Grenze der Diffusibilität gelegen, oberhalb deren eine diffuse Färbung einzelner Zellen nicht beobachtet wurde.

Der vorwiegende Sitz solcher geschädigten Zellen sind nun stets die Teile der Niere, die distal von den Hauptstücken liegen, letztere selbst nur in ganz besonderen Fällen.

Auffallend häufig betreffen Schädigungen die Zellen der Sammelröhren und der Henleschen Schleifen, von letzteren

besonders die dünnen Schenkel. Doch enthalten auch die breiten Schenkel und die Schaltstücke nicht selten geschädigte Zellen. Ich brauche nicht noch einmal hervorzuheben, dass es sich hier immer um einzelne Zellen handelt, die durch ihre diffuse Färbung sich scharf von Nachbarzellen abheben.

Sucht man nach einer Erklärung, warum gerade in den distalen Partien der Kanälchensysteme der vorwiegende Sitz geschädigter Zellen ist, so liegt es nahe, daran zu denken, dass die höhere Farbstoffkonzentration des Urins hier von Bedeutung sei. Wie ich oben erläuterte, besteht Grund anzunehmen, dass die Zellen dieser Kanalabschnitte für die Farbstoffe schwerer, vielleicht gar nicht permeabel sind — oben wurde daraus die Möglichkeit einer Anreicherung von Farbstoff im Urin zu geben gesucht —. Es wäre möglich, dass die hohe Farbstoffkonzentration der diffusibleren Stoffe gegenüber den weniger diffusiblen die Impermeabilität der Zellenoberfläche leichter beseitigt. Einen besonderen Fall stellen natürlich die diffusen Zellfärbungen in allen den Fällen dar, wo durch längere Zeit ausgefallener Farbstoff in Form von Cylindern in unmittelbarer Berührung mit den Wandzellen steht. Hier kann man natürlich leicht an besondere Schädigungen denken. Allerdings ist es um so bemerkenswerter, dass bei Lithionkarmin, wo doch Cylinderbildungen die Regel bilden, sehr wenig diffus gefärbte Zellen in der Nachbarschaft der Cylinder liegen.

Zweifellos kommen für diese Frage besonders noch unbekannte Giftwirkungen in Betracht, doch habe ich den Eindruck, dass indirekt, durch die in der Zeiteinheit grösseren mit der Zelle in Berührung kommenden Farbstoffmengen bei den diffusibleren Farbstoffen, solche Zellschädigungen begünstigt werden.

Ganz anderer Natur sind die nun zu besprechenden anderen Formen von Zellschädigungen. Sie betreffen die Hauptstücke und hängen innig mit dem Speicherungsprozess zusammen.

Bei allen speicherungsfähigen Farbstoffen, die in grösserer Menge die Nierenzellen passieren, macht die oben beschriebene regelmässige Anordnung des Farbstoffes in Form von kleinen kugeligen Gebilden nach längerer oder kürzerer Zeit einer unregelmässigen klumpigen Form der Farbstoffbeladung Platz.

Suzuki, der für Karmin diese späteren Speicherungsstadien untersucht hat, schreibt S. 40: „Und zwar vollzieht sich diese Ausscheidung in der Art, dass die karmingefärbten Granulamassen innerhalb der Zelle mehr und mehr ihre ursprüngliche stäbchenartige Anordnung aufgeben und zu unregelmässigen Haufen sich zusammenlagern, oder zu klumpigen Massen verschmelzen. Gewöhnlich sammeln sich diese Massen dicht neben dem Kern in einem vacuoleartigen Gebilde an und der Inhalt dieser Vacuolen wird dann, wie der Befund solcher befreiter Inhaltsmassen innerhalb der Kanälchenlichtung zeigt, in das Lumen ausgestossen.“

Bei der Wichtigkeit, die diese Frage gerade für die Lagerung und Lokalisierung der Farbstoffe in der Niere besitzt, habe ich mein Augenmerk auf die genaueren Vorgänge gerichtet, die zu dieser Zusammenklumpung der Granula führen.

Es wurde oben (S. 260 ff.) auseinandergesetzt, wie im Verlauf der ersten 24—30 Stunden bei Trypanblau die Färbungsintensität in den gewundenen Kanälchen zunimmt und dargelegt, dass mit der Zunahme der Farbstoffgranula in den einzelnen Zellen deren Anordnung unter gewissen Umständen eine stäbchenartige werden kann. Insbesondere wurde erkannt, dass für die Anordnung der Granula die Kanälchenweite von Bedeutung ist: die regelmässigste Reihenanordnung tritt bei solchen Kanälchen zutage, bei denen ein weites Lumen vorliegt und die Zellen durch diese Dehnung ein allseitig regelmässig kreisrundes Lumen begrenzen. Es ist nicht erstaunlich, dass diese Anordnung daher vorzugsweise bei Farbstoffen auftritt, die eine stark diuretische Wirkung besitzen. Wir wissen

ja aus den Forschungsergebnissen Policards u. a., dass nach längerer vermehrter Durchströmung der Niere (Eingabe von verschiedenen Diureticis) stets eine beträchtliche Erweiterung der Rindenkanälchen eintritt. Es ist dies eines der wenigen Resultate in der Histophysiologie der Niere, in dem fast alle Untersucher übereinstimmen. Es sei dabei darauf hingewiesen, dass in diesen Fällen stets ein besonders deutliches Erscheinen des Bürstensaumes hervorgehoben wird, was ich durchaus bestätigen kann. Eine stark diuretische Wirkung muss nun von den stärker speicherungsfähigen Farbstoffen dem Bayrisch Blau und den Karminpräparaten zugeschrieben werden, und in der Tat zeigen sich hier die schönsten Bilder einer stäbchenähnlichen Farbstoffanordnung im Verein mit mehr oder minder starker Erweiterung des Lumens. Ob allerdings in diesen Fällen die Erweiterung der Hauptstücke allein auf die starke Durchströmung zurückzuführen ist, möchte ich dahingestellt sein lassen, da die beträchtliche Cylinderbildung ohne Zweifel durch die Abflusserschwerung allein, also durch mehr oder minder mechanische Ursachen eine Erweiterung der Harnkanälchen hervorrufen kann. Hier ist diese Frage von geringerem Belang.

Bei Trypanblau, wo so starke Lumenerweiterungen in den Hauptstücken niemals beobachtet wurden, ist es viel schwerer, sich von einer typischen Anordnung der Farbstoffgranula ein Bild zu machen. Wenn Gross die Reihenanordnung der Granula hervorhebt, so kann ich mich an seinen Abbildungen davon nicht recht überzeugen. Jedenfalls sind in seinen Präparaten die Granulareihen durchaus nicht parallel gestellt und sind meines Erachtens nicht geeignet, irgendwie mit einer Lokalisation in den Heidenhainschen Stäbchen in Einklang gebracht zu werden. Doch soll über diese Frage in einem gesonderten Kapitel abgehandelt werden.

Auch bei stärkster Beladung der Zellen mit Farbstoff

bleibt, solange noch gesonderte einzelne Granula bestehen, der basale Abschnitt der Zellen frei von Farbstoffgranulis. Bei Trypanblau zeigt sich nach 48 Stunden zuerst, dass in verschiedenen Teilen der Zelle, häufig zwischen Kern und Bürstensaum, aber auch zu beiden Seiten des Kernes Stellen finden, wo die Granula sehr dicht zusammengelagert sind. Zunächst sind hier aber trotzdem noch alle Granula von gleicher Grösse und bei genauer Betrachtung deutlich voneinander zu trennen. An geeigneten Stellen der Präparate kann man sich auch davon überzeugen, dass das zwischen den Granulis gelagerte Protoplasma zunächst farblos ist.

Diese Gruppenbildung der Granula findet sich ausschliesslich in den proximalen Hauptstückanteilen, den Stellen also, die von Anfang an die Prädilektionsstellen für die Farbstoffspeicherung bilden. Es besteht demnach kein Zweifel, dass diese Metamorphose des Färbungsbildes mit einem besonders reichlichen Farbstoffeintritt in die Zellen zusammenhängt. Im Fortschreiten des Prozesses wird die granuläre Zusammensetzung der Farbstoffmassen immer undeutlicher (s. Fig. 37). Sie nehmen dabei oft ganz abenteuerliche Formen an (Fig. 37). Man kann nun alle erforderlichen Übergangsstadien bis zur vollständigen Verschmelzung der Granula auffinden. Erst nimmt das Protoplasma, das zwischen den Granulis liegt, ebenfalls Farbstoff auf, so dass schon hierdurch die Granulagrenzen verwischt werden, bis schliesslich Granula und dazwischen liegende Protoplasmaanteile eine zusammenhängende Masse bilden. Es handelt sich also zweifellos um eine umschriebene Schädigung protoplasmatischer Anteile der Zelle, die nun entweder hervorgerufen sein kann 1. durch ein Undichtwerden der Vacuolenwand der Granula oder 2. durch eine Schwächung des zwischen den Granulis gelegenen Protoplasmas.

Für welche dieser beiden Möglichkeiten man sich entscheiden will, hängt von der Vorstellung ab, die man sich von

den Arten der Farbstoffeinlagerung in den Zellen macht. Ohne hier näher auf diese hypothetischen Fragen einzugehen, wollen wir noch kurz die Resultate erörtern, die sich beim Vergleich von Zellenschädigungen unter Anwendung verschiedener Farbstoffe ergeben haben. Tritt ein Farbstoff über lange Zeit hinaus nur in minimaler Konzentration durch die Nierenzellen, wie Diamingrün B und Pyrrholblau, so kommt es wohl niemals zu einer Zusammenklumpung der Farbstoffgranula. Meine Versuche mit Diamingrün B, die nur über 10 Tage ausgedehnt wurden, zeigten als Resultat der Farbstoffspeicherung stets ein sehr zierliches Bild kleinster, in Grösse und Gestalt gleichartiger Granula. Auch Nieren von Pyrrholblau-Mäusen, zu den verschiedensten Zeiten nach der Injektion untersucht, zeigen stets das gleiche Bild.

Im Gegensatz dazu erzeugen alle speicherungsfähigen Farbstoffe, die in stärkerer Konzentration im Urin erscheinen, in längerer oder kürzerer Zeit nach der Injektion des Farbstoffes die beschriebene Veränderung in der Anordnung der Speicherungsgranula. Aus der nebenstehenden Tabelle ist ersichtlich, dass die Zeit bis zum Auftreten von klumpigen Farbstoffmassen in den Zellen der proximalen Hauptstückanteile abhängig ist von der Geschwindigkeit der Farbstoffelimination und damit wieder von dem Diffusibilitätsgrad der Farbstoffe.

Es ergibt sich also, wenn wir uns an die oben (S. 249 ff.) gemachten Erörterungen über die mutmassliche Konzentration des provisorischen Urins erinnern, dass die Konzentration des die Zellen passierenden Farbstoffstromes in einer bestimmten Beziehung zur Speicherungskraft der Zellen steht. Dabei scheint nicht immer die Gesamtmenge des in einer Zelle aufgespeicherten Farbstoffes selbst die Grenze für diese Speicherungsfähigkeit zu bestimmen. Dafür sprechen die Erfahrungen mit Wasserblau.

Konfluenz der Farbstoffgranula bei verschiedenen Farbstoffen.

| Farbstoff | Zeit des Auftretens von Konfluenzerscheinungen in Std. nach der Injektion |
|---|---|
| Wasserblau 2% . . . . . . . . | 10 Stunden |
| Bayrisch Blau 2% . . . . . . . | 14 „ |
| Lithionkarmin 2,5% . . . . . . | 30 „ |
| Trypanblau 1% . . . . . . . . | 48 „ |
| Diamingrün B 2% . . . . . . . | nach 10 Tagen noch keine Konfluenz. |

Trotzdem die angewandte Farbstofflösung annähernd den gleichen Farbenton besass wie die Trypanblaulösung, trotzdem der Urin den Farbstoff in kolorimetrisch höherer Konzentration als Trypanblau enthielt, war stets die Granulafärbung in der Niere ausserordentlich viel blasser als bei Trypanblau. Gleichwohl trat bereits nach 10 Stunden in den Anfangsteilen der Hauptstücke eine Verklumpung der Farbstoffmassen auf. Diese Tatsache spricht dafür, dass die Ursache zu dieser Form der Zellschädigung vorwiegend in der mehr oder minder grossen Farbstoffmenge zu suchen ist, die die Zelle in einer gegebenen Zeit durchströmt, nicht dagegen in der Menge des von der Zelle zurückgehaltenen Farbstoffes begründet ist.

Das Schicksal der klumpigen Farbstoffmassen, die stets nur in den proximalen Anteilen der Tubuli contorti auftreten, ist bei den verschiedenen Farbstoffen das gleiche. Allerdings ist es auch mir nicht gelungen, mit Sicherheit festzustellen, auf welche Weise sich die Zellen dieser geschädigten Protoplasmateile entledigen. Zu Zeiten, wo die Färbung in den Hauptstücken im Abnehmen begriffen ist, sind gerade die Zellen, die bei der Maus einen bis über den Äquator des Glomerulus hinausreichenden Trichter bilden, mit auffallend wenig Farbstoff beladen. Man findet hier meist nur feinste regelmässig gestaltete Granula, während unmittelbar an-

schliessende Teile des Hauptstückes noch grosse Farbstoffklumpen enthalten (s. Fig. 37). Besonders deutlich lässt sich das an Isolationspräparaten beurteilen (s. Fig. 28).

Erinnern wir uns, dass gerade die Kapselanteile es sind, die zur Zeit zunehmender Speicherung stets die grössten Farbstoffmengen enthalten, so lässt sich für die oben skizzierten Befunde in späteren Ausscheidungsphasen keine andere Erklärung finden, als dass hier die Zellen ihre geschädigten Protoplasmateile abgestossen haben. Hierfür reelle Beweise zu erbringen ist schwer, da ja bekanntlich gerade in der Niere bei dem häufig sehr kompliziert gestalteten Lumen sehr schwer zu sagen ist, ob Zellenteile im Lumen liegen oder ob sie noch mit der Wandauskleidung zusammenhängen. Gerade bei Trypanblau, wo infolge der langsamen Farbstoffelimination diese ganzen Vorgänge sehr langsam verlaufen, ist meistens der Prozess der Abstossung nicht sicher zu eruieren. Anders ist es bei Eingabe grösserer Farbstoffmengen, wobei an die Nierenzellen begreiflicherweise grössere Anforderungen gestellt werden. Hier gelang es mir, unzweifelhaft Zellreste abgestossen im Lumen zu identifizieren. Suzuki hat Ähnliches bei Anwendung von Lithionkarmin beschrieben.

Bei Trypanblau nur unter Anwendung grösserer Farbstoffmengen, bei Bayrisch Blau und Karminpräparaten fast regelmässig treten zu den beschriebenen umgrenzten Protoplasmaschädigungen in stärkerem oder geringerem Grade Degenerationserscheinungen ganzer Zellen hinzu. Sie sind charakterisiert durch die verschiedensten Zerfallserscheinungen an den Kernen, die sich in verschiedener Form darstellen können. Teils schrumpfen die Kerne zu kleinerer stärker färbbarer Gestalt zusammen, teils quellen sie zu gewaltiger Grösse auf, wobei sich die Chromatinsubstanz in grösseren Tropfen ansammelt; andere Kernformen sind durch unregelmässige Kontur charakterisiert. Endlich finden sich auch Zeichen von regeneratorischen

Vorgängen, insbesondere Kernteilungsfiguren. In Präparaten, in denen so entschiedene Zerfallserscheinungen auftreten, sind auch in den Lumina Zerfallsmassen von Zellen, die intensiv mit Farbstoff beladen sind, aufzufinden. Als Zellreste lassen sie sich durch Auffindung von Zwischenformen charakterisieren, die von Zellen mit erkennbarem noch nicht mit Vitalfarbstoff beladenem Kerne über Formen, bei denen der Kern dunkel mit Vitalfarbe beladen ist, bis zu solchen, die nur noch aus Farbstoffklumpen ohne erkennbaren Kern bestehen, aufzufinden sind.

Treten so starke Zellschädigungen auf, dann ist auch zumeist an dem Befinden der Tiere deutlich eine Beeinträchtigung zu bemerken. Die zuerst beschriebenen umgrenzten Protoplasmaschädigungen in den proximalen Anteilen der Hauptstücke scheinen dagegen eine erhebliche Störung im Allgemeinbefinden nicht hervorzurufen. Es handelt sich ja auch hierbei nur um einen kleinen Teil der Zellen eines Hauptstückes, deren Funktion vermindert ist. Dass die Funktion durch die übermässige Farbstoffbeladung nicht völlig aufgehoben ist, dafür spricht, dass man stets neben den klumpigen Farbstoffmassen noch eine grössere Anzahl, vorwiegend in der Bürstensaumgegend gelagerter kleiner Granula von der Form und Grösse junger anfänglicher Farbstoffspeicherungen findet. Es ist wohl anzunehmen, dass diese später entstanden und so als Ausdruck dessen aufzufassen sind, dass noch beträchtlichere Teile der Zellen der normalen Speicherungsarbeit obliegen können. Zu diesen Bildern sind auch die zu nehmen, bei denen das Kapselepithel des Glomerulus, d. h. die am weitesten proximal gelegenen Hauptstückzellen nur feinste Granula enthalten bei gleichzeitiger Anwesenheit von Farbstoffklumpen in den distal anschliessenden Windungen. Die ersteren haben sich der geschädigten Protoplasmaanteile entledigt und funktionieren nun weiter, wie normale Zellen.

### 7. Das Abnehmen der Speicherungsfärbung.

Durch die Besprechung der Zellschädigungserscheinungen sind wir nun schon mehrfach mit den Erscheinungen in Berührung getreten, die mit dem Abnehmen der Speicherungsfärbung verbunden sind.

Was nun die Entfärbung der Nierenzellen im ganzen anlangt, so ist es durch das Studium der Isolationspräparate von späteren Stadien ganz sicher geworden, dass dieselbe ebenso allmählich erfolgt, wie die Speicherungsfärbung eintrat. In dem weitaus grössten Teile der Länge des Hauptstückes kommt es ja während des ganzen Prozesses niemals zu so starker Beladung des Zellprotoplasmas mit Farbstoff, dass eine erkennbare Umordnung des Zellgefüges Platz griffe. Während des Abnehmens der Färbung verschwindet nun der Farbstoff in der umgekehrten Reihenfolge aus den Hauptstücken, wie er sich in dieselben eingelagert hatte: die distalen Teile, die die letzten Orte der Farbstoffeinlagerung wurden, geben den Farbstoff am ehesten wieder her. Dabei verläuft der Prozess der Entfärbung, wenn man von den proximalen Partien der Hauptstücke absieht, in der nämlichen gesetzmässigen Weise wie bei der Entstehung der Färbung. Wieder gilt der Satz, dass lange Kanälchen in dem gleichen prozentischen Verhältnis ihrer Länge gefärbt sind wie kurze Kanälchen der gleichen Niere. Genaue Zahlen für das Abklingen der Färbung aufzustellen und damit einen Typus des Färbungsverlaufes auch für dieses Stadium des Prozesses zu konstatieren, ist aber nicht leicht und aus folgendem Grunde von mir nicht ausgeführt worden. Bei Mäusen ist es wegen ihrer Kleinheit nicht möglich, die hierzu unbedingt erforderliche quantitative Genauigkeit bei der Eingabe des Farbstoffes inne zu halten. Dieser Punkt ist beim Erforschen der *ersten* Stadien der Speicherung nicht in gleichem Masse von Belang, da hier eine gewisse Konzentration im Urin nicht überschritten wird und dadurch in den ersten

Zeiten sowohl hinsichtlich der Blutkonzentration als auch hinsichtlich der Urinkonzentration offenbar stets annähernd gleiche Werte auftreten. Später jedoch hält sich bei Eingabe grösserer Farbstoffmengen die Urinkonzentration zusammen mit einem hohen Farbstoffgehalt im Blute längere Zeit auf hohen Werten, als wenn mässige Farbstoffmengen injiziert werden. Besteht nun eine Unmöglichkeit, nachträglichen Farbstoffaustritt aus der Injektionsstelle zu verhüten, so ist es auch nicht möglich, Vergleichswerte an verschiedenen Tieren für die Stadien der Entfärbung der Niere zu gewinnen.

Immerhin geht aus meinen Versuchen hervor, dass die Entfärbung wesentlich langsamer erfolgt als der Eintritt der Färbung. Ich erinnere hier nur daran, dass z. B. bei Trypanblau noch 7 Tage nach der Injektion $^2/_3$ der Kanälchenlänge gefärbt sein kann. Bei Bayrisch Blau tritt offenbar viel rascher die Entfärbung ein. Doch habe ich, um mein Material nicht noch mehr zu vergrössern, nicht für alle untersuchten Farbstoffe die Entfärbungsstadien aufgesucht. Was ich jedoch davon gesehen habe, spricht dafür, dass auch für diesen Punkt die Diffusibilität in Frage kommt, so dass leichter permeïerende Farbstoffe schneller aus den Zellen entfernt werden. Weitere Untersuchungen werden hier völlige Klarheit schaffen.

Wie vorher geschildert wurde, unterbrechen die proximalen Partien der Hauptstücke die sonst so ausgesprochene Regelmässigkeit des Färbungsbildes. Wir haben in diesen Teilen mit einer Zellschädigung zu rechnen, und wie wir wahrscheinlich machen konnten, eine Farbstoffelimination anzunehmen, die mit der Abstossung ganzer zugrunde gegangener Protoplasmateile verbunden ist. Diese Art der Entfärbung ist aber zweifellos ein pathologischer Vorgang, wodurch wohl auch die enorme Unregelmässigkeit verständlich wird, die hierbei zu beobachten ist.

Im Gegensatz dazu möchte ich aber als normalen Ent-

färbungsmodus die leicht zu erschliessende Art der Farbstoffelimination bezeichnen, die wir in den übrigen Teilen der Hauptstücke auffinden. Diese besteht offenbar in einer Ausspülung des Farbstoffes aus den Zellen. Mit der Abnahme des Farbstoffgehaltes im Blute muss ja wohl notgedrungen auch der Prozentgehalt des „provisorischen Urins" sinken, d. h. der Flüssigkeit, die nach meiner Meinung (s. o.) die Zellen der Hauptstücke ständig durchströmt. Mit dem Absinken dieses Farbstoffgehaltes muss aber das Farbstoffgefälle Granula nach provisorischem Urin ständig grösser werden, der provisorische Urin also ständig günstigere Bedingungen zu einer Farbstoffauslaugung aus den Granulis finden. Im mikroskopischen Bilde muss also an äquivalenten Teilen der Harnkanälchen zu verschiedenen Untersuchungsstadien eine Abnahme der Intensität der Granulafärbung zu erkennen sein. Das ist nun tatsächlich der Fall. Die Granula blassen ab. Damit ist es also sicher gemacht, dass die Entfärbung normalerweise durch Ausspülung des Farbstoffes vor sich geht.

Es wird dadurch gleichzeitig noch um einen Grad unwahrscheinlicher, dass Farbstoffgranula aus den Nierenzellen ausgestossen werden, der Theorie einer granulären Farbstoffausscheidung wiederum eine Stütze entzogen.

Suzuki spricht noch von der Möglichkeit, dass Farbstoffgranula (Karmin) in gelbliche Pigmente umgewandelt werden könnten. Ich habe niemals Andeutungen derartiger Prozesse auffinden können und halte die Farbstoffausspülung für den einzigen normalen Entfärbungsmodus, unter Berücksichtigung der oben geschilderten mit Zellschädigung verbundenen Abstossung farbstoffbeladener Protoplasmateile.

### 8. Versuch einer Lokalisation der Farbstoffe in den Zellen.

Fast durchgehends wird es in der Literatur als fast sichere Tatsache angenommen, dass Träger der Farbstoffeinlagerung

die Heidenhainschen Stäbchenformationen seien, seit Benda (1903) als mitochondriale Gebilde aufgefasst; gerade in den neuesten Arbeiten von Suzuki und Gross wird diese Auffassung nachdrücklich vertreten. Gross beruft sich im wesentlichen nur auf die Reihenanordnung, obwohl doch zu bedenken ist, dass die Granulareihen, die er abbildet und die offenbar sämtliche Granula eines 15 μ dicken Schnittes darstellen, nur sehr spärlich sind im Vergleich zu den Unmengen von Stäbchen, die gefärbt, den Schnitt völlig undurchsichtig machen würden. Man vergleiche nur einmal ein Altmannpräparat, dessen Schnittdicke am besten 2 μ nicht überschreitet, mit einem 10 μ dicken Gefrierschnitt von einer vitalgefärbten Niere. Es erhellt daraus, dass, wenn Stäbchenteile als Träger der Vitalfärbung funktionieren, nur ein geringer Prozentsatz imstande ist, sich mit Farbstoff zu beladen. Diese Tatsache ist meines Wissens noch nicht genügend hervorgehoben worden.

Bevor ich jedoch meine Anschauungen von der Farbstofflokalisation in den Nierenzellen begründen will, möchte ich einen kurzen Überblick über unsere derzeitigen Kenntnisse der feineren Zellstruktur geben. Im grossen und ganzen kann ich dabei auf die umfangreiche Zusammenstellung Policards verweisen. Die Hauptstücke besitzen — darüber besteht kein Zweifel — bei allen Wirbeltieren einen deutlich orientierten Bau. Die Orientierung besteht in einer Streifung, die von der Basis zum Lumen gerichtet ist und einerseits in der sogenannten Stäbchenformation und andererseits in der Streifung des Bürstensaumes ihren Ausdruck findet. Diese beiden Gebilde sind teils im frischen Zustande, teils nach Anwendung wenig komplizierter Methoden, wie Formolfixation und nachfolgender Gefrierschnittechnik, gut zu erkennen und soweit wohl sicher als real existierende Gebilde aufzufassen. Insoweit herrschen auch über diese Frage keine wesentlichen Differenzen.

Versucht man aber nun in die feinere Struktur und Anordnung besagter Gebilde einzudringen, so ergeben sich grosse Schwierigkeiten, die zumeist mit der Kompliziertheit der Methoden, die zu ihrer Darstellung erforderlich sind, zusammenhängen.

Was die Stäbchen anlangt, so steht ein Teil der Forscher auf dem Standpunkt, dass sie normalerweise aus aneinander gereihten Granula bestehen.

Andere halten die granuläre Auflösung der Stäbchen für ein Funktionsstadium der Nierenzellen. Endlich gibt es auch Forscher, die jeglichen Granulazerfall teils als Ausdruck von Zellschädigung, teils als Fixationsprodukt betrachten. Sicher ist wohl, dass in dem sog. supranukleären Zellabschnitt (unterhalb des Bürstensaumes) regelmässig feinere Granulagebilde angetroffen werden, die sich mit spezifischen Granulamethoden färben (so Policard für Amphibien). Bei Säugetieren sind sie nicht immer deutlich zu erkennen, weil die Stäbchen hier näher an den Bürstenbesatz heranreichen. Die Genese dieser Granula wird aber ebenfalls wieder verschieden beurteilt, indem manche (O. Schultze, Arnold) sie von den Stäbchen herleiten, andere (Policard u. a.) sie als Gebilde von völlig selbständiger Eigenart betrachtet wissen wollen.

Alle diese Forscher haben aber unter sich das Gemeinsame, dass sie die Stäbchen und Granula als Gebilde von mehr oder weniger ausgesprochener mitochondrialer Natur auffassen, womit allerdings bei der jetzigen Ausdehnung des Begriffes Mitochondria für ihre Funktion nichts ausgesagt ist. Zumeist wird aber das Auftreten von Granulis als Zeichen der Drüsenfunktion der Zellen angesehen, die Unterschiede in der Anordnung der Granulasubstanz als Ausdruck verschiedener Funktionen betrachtet. Demgegenüber sind über die Stäbchenstruktur, die ja für die Zellen der Hauptstücke und breiten Schleifenschenkel zusammen mit denen der Speichelröhren so überaus charakteristisch ist, auch andere Anschauungen aufgetreten.

Hirsch möchte sie als Ausdruck einer Protoplasmaströmung betrachten, ohne ihnen eine spezifische Drüsenfunktion zuzusprechen. Die Stäbchen würden dann nur Orten dichterer Protoplasmaströmung entsprechen, zwischen denen lockeres Protoplasma angeordnet ist.

M. Heidenhain (1910), der sich ebenfalls sehr vorsichtig ausdrückt, möchte sie als Anzeichen einer den Zellen zukommenden motorischen Energie betrachtet wissen.

Nicht weniger verschiedenartig lauten die Ansichten der Forscher seit Nussbaum, der ihn entdeckte, über den Bürstensaum. Von einer völligen Negierung seines Vorhandenseins bis zur Forderung, nur Zellen mit gut erhaltenem Bürstensaum seien gut fixiert (Sauer), finden sich alle Schattierungen der Auffassung. Im letzten Dezennium scheint besonders durch die Arbeiten französischer Forscher (Policard, Regaud u. a.) soviel gesichert, dass bei einer Erweiterung des Kanallumens (nach Ablauf der Diurese) auch der Bürstensaum deutlicher und regelmässiger erscheint, dass dagegen bei „ruhenden" Zellen, die ein kaum sichtbares Lumen umgrenzen, der Bürstensaum schwer oder gar nicht sich abgrenzen lasse. Man ist dadurch also wesentlich von dem Sauerschen Postulat zurückgekommen und würde danach den Bürstensaum als ein Gebilde auffassen, das sehr beträchtlichen funktionellen Schwankungen unterworfen ist. Besonders an der Kaninchenniere besteht ein auffallender Unterschied zwischen Nieren, die längere Zeit (durch Nahrungsentziehung) relativ ruhig gestellt wurden und solchen, die durch mässige Anregung zur Diurese stärker in Anspruch genommen werden. Im ersteren Falle minimales Lumen, Schwellung der supranukleären Zellabschnitte und undeutlicher homogener Bürstensaum, nach abgelaufener Sekretion dagegen weites Lumen, deutlicher Bürstensaum mit ausgesprochener Streifung, die Zellen intensiv gefärbt (Kolster).

Nun ist meines Erachtens mit Recht von Suzuki darauf aufmerksam gemacht worden, dass in derselben Niere die einzelnen Abschnitte der Tubuli contorti ein sehr differentes Bild darbieten. Er fand, dass die proximalen Abschnitte die dichteste Basalstreifung besitzen, dass diese letztere distalwärts immer spärlicher wird, dass endlich die Endstücke durch eine lockere, wolkige Granulastruktur charakterisiert sind. Der Bürstensaum hingegen soll an den proximalen Teilen niedriger sein als distal. Ich kann diese mit der Altmannschen Methode, deren auch ich mich bediente, gewonnenen Resultate durchaus bestätigen, auch, dass bei nicht aussergewöhnlich stark gereizten Nieren im proximalen Abschnitt der Hauptstücke ein gegen das Lumen abgesetzter Bürstensaum meist nicht zu erkennen ist.

Ich habe regelmässig von dem grössten Teil meiner Versuche kleine Nierenstücke nach Altmann konserviert. Zur Einbettung bediente ich mich der Jordanschen Celloidin-Paraffinmethode, die durchaus befriedigende Resultate ergab.

Im allgemeinen war die Ausbeute an Bildern, die sich wirklich charakteristisch an eine bestimmte Funktionsphase der Kanälchenzellen gehalten hätten, gering. Bei der Durchmusterung der Protokolle stellt sich immerhin heraus, dass durch die Farbstoffeinlagerungen eine deutliche Veränderung der Nierenzellenstruktur eingetreten ist. Hiervon soll nachher noch ausführlich die Rede sein.

Die Befunde an den Patentblau-Tieren scheinen insofern charakteristisch zu sein, als in den Hauptstücken eine mehr oder weniger starke Erweiterung des Lumens eintrat. Eine solche wurde auch bei anderen Farbstoffen beobachtet (so indigschwefelsaures Natron, Bayrisch Blau, Lithion- und Natronkarmin), aber nur dann, wenn gleichzeitig in den distalen Teilen des Kanalsystems Cylinderbildung eingetreten war. In diesen Fällen ist natürlich schwer zu beurteilen, auf wessen Rechnung die Kanälchenerweiterung zu setzen ist. Bei Patent-

blau V dagegen tritt eine Ausfällung des Farbstoffes nicht ein und es ist wahrscheinlich, dass die Lumenvergrösserung in Parallele zu setzen ist mit der bei Diureseversuchen eintretenden Erweiterung. Charakteristisch ist vor allem, dass in diesen Fällen die Lumenerweiterung ohne sonstige Strukturveränderung der Zellen vor sich gegangen war. Der Bürstensaum und die Stäbchenstruktur waren prachtvoll erhalten. Ich möchte besonders auf den $1^1/_2$ stündigen Versuch hinweisen, der, auf der Höhe der Farbstoffausscheidung getötet, keinerlei Zerfall der Stäbchen oder sonstige Erscheinungen von granulärer Sekretionsarbeit aufwies.

Mit der Erweiterung des Lumens verändern, wie oben schon erwähnt wurde, die Zellen ihre Anordnung. Ganz allgemein stellt sich diese Veränderung als eine Abflachung der Zellen dar. Nun ist aber wichtig, dass bei dieser Abflachung regelmässig eine Umordnung der einzelnen Zellenbestandteile stattzufinden scheint. Am deutlichsten tritt diese Umordnung an den Farbstoffeinlagerungen zutage. In Kanälchen, deren Lumen verklebt ist, haben die Zellen keine gerade Begrenzung nach dem Lumen hin, sondern greifen mit ihren peripheren kuppenförmigen Anteilen ineinander bis zu völliger Berührung. In diesem Falle sind die Farbstoffgranula mehr oder weniger haufenweise angeordnet (s. Abb. 5 u. 9, S. 174 u. 198). Sie folgen nach dem Lumen zu der gebuchteten Oberflächenkontur und umgeben von da aus den Kern; sie reichen auch über dessen Äquator hinaus weit bis in das Gebiet der Stäbchenzone. Aber es ist mit dem besten Willen in solchen Fällen nicht möglich, von einer Reihenanordnung der Granula zu sprechen (s. Figg. 36, 39, Taf. 15 von Trypanblau und Lithionkarmin). Ich möchte dabei betonen, dass in den Figuren die grösste Sorgfalt gerade der Anordnung der Granula zugewandt wurde. Das Lumen besteht aus Spalten, die weit zwischen die Zellen hineinreichen; auch daran ist zu erkennen, dass bei

der Kanälchenverengerung gerade die supranukleären Abschnitte der Zellen sich vorbuchten. Der Bürstensaum ist in diesen Fällen kaum zu erkennen; der in den Abb. sichtbare dunklere Saum, der die Zellen nach dem Lumen zu abgrenzt, entspricht sicher nicht der gesamten Breite des Bürstensaumes, sondern ist wohl nur durch Reflexerscheinungen bedingt.

Dieses Bild, das für Trypanblau das häufigst anzutreffende ist, ändert sich nun, sobald das Lumen des Kanälchens etwas weiter wird (Fig. 32, Taf. 14). Hier tritt der Bürstensaum schon deutlicher hervor. Auch ist eine leichte Streifung desselben angedeutet. Noch immer buchten sich die Zellen in das Lumen vor. Letzteres ist jedoch schon bedeutend weiter geworden. Die Anordnung der Speicherungsgranula ist nun aber eine ganz andere geworden: Sie sind zum Teil bedeutend weiter in den Bereich der Stäbchen hineingerückt und haben gleichzeitig eine Reihenstellung angenommen. Ganz besonders deutlich geht die Abhängigkeit der Reihenstellung von der Lumenweite auch aus Fig. 40, Taf. 15 hervor. Sie entstammt einer Lithionkarminniere, in der im Markteile zahlreiche Cylinder den Harnabfluss erschwerten.

Da nun die Farbstoffeinlagerung in die Zellen vielfach mit den Stäbchen des basalen Zellenendes in Zusammenhang gebracht wird, erscheint die Abhängigkeit der Granulaanordnung von der Kanälchenweite besonders beachtenswert. Es ist sehr auffällig, dass die Stäbchen ihre Richtung während der beschriebenen Zustände der Zellen nicht merklich ändern. Die Stäbchen bilden in den proximalen Teilen der Tubuli contorti eine ausserordentlich dichte Streifung des Protoplasmas, die etwas von der Basalmembran entfernt beginnt, um dann nach dem Lumen zu laufen. Der Kern wird von etwas ausgebogenen Stäbchen umstellt, doch scheinen auch in der Kerngegend ganz kurze Stäbchen vorzukommen, die nur bis an die Basalfläche des Kerns reichen. Nach dem Lumen zu

reichen die Stäbchen stets ungefähr bis zu gleicher Höhe. Bei stark erweiterten Kanälchen berühren sie fast das Basalende des Bürstensaumes, bei Kanälchen mit engem Lumen liegt zwischen Bürstensaum und peripherem Stäbchenende noch eine locker gebaute mehr oder weniger granulareiche Zellregion. Die Stäbchenformation stellt sich bei so verschiedener Zellgestalt stets in wesentlich derselben Anordnung dar. (Hier möge kurz auf einen für die Beurteilung von Altmannpräparaten wichtigen Punkt hingewiesen werden: Da stets wegen der Dichtigkeit der Färbung sehr dünne Schnitte [am besten nicht über 2 μ] hergestellt werden müssen, so kommt es leicht dazu, dass man an Stellen sehr dichter Stäbchenanordnung anstatt Stäbchen Granulareihen sieht. Je dichter aber Stäbchen aneinander gelagert sind, um so eher wird ein Schnitt, der nicht absolut parallel mit dem Stäbchenverlauf durch das Kanälchen geht, mehrere nebeneinander liegende Stäbchen so anschneiden, dass das Bild einer Granulareihe vorgetäuscht wird. Man nimmt deshalb am besten stets einen etwas dickeren Schnitt zur Kontrolle hinzu, an dem man dann leicht sich davon überzeugen kann, ob homogene Stäbchen, ob Granulareihen vorliegen.)

Mit dieser Reserve und der weiteren, dass man sich bei allen Osmiumsäurefixationen sehr vor Fixationsfehlern hüten muss, gelang es mir festzustellen, dass in der Anordnung der Stäbchen wesentliche Veränderungen nicht eintreten. Wir müssen uns also demnach die Stäbchen als ein stabiles Element der Zellen vorstellen, das bei Gestaltsveränderungen der Zellen ziemlich unbeeinflusst bleibt. Bei der Gestaltsveränderung der Zellen verändert dagegen ein zwischen und lumenwärts von den Stäbchen liegendes, offenbar flüssigeres Protoplasma seine Lage. Es ist befähigt hervorzuquellen und dadurch in Form von helleren Kuppen in das Kanälchenlumen hineinzuragen. Mit dieser Vorstellung stimmt die beschriebene Lagerung der

Farbstoffgranula in den Zellen verschieden weiter Kanälchen sehr gut überein (s. Textabb. 5 u. 9 auf S. 174 u. 198).

Aus der Tatsache, dass bei den verschiedenen Zuständen der Lumenweite die Stäbchen ihre Anordnung nicht wesentlich ändern, die Farbstoffgranula dagegen sehr wesentlich verschieden angeordnet sind, ergibt sich unzweifelhaft, dass die fertigen Farbstoffgranula mit den Stäbchen nicht in Beziehung stehen. Die neuerdings von Suzuki wieder hervorgehobene gegenteilige Auffassung vermag ich demnach nicht zu teilen. Gerade bei Karminpräparaten ist, da die Kanälchen sehr oft erweitert angetroffen werden, die Reihenstellung der Granula sehr häufig, wenn auch nicht immer (s. Abb. 40) anzutreffen.

Und selbst die Reihenstellung der Granula spricht doch nur dafür, dass die in der Zelle liegenden Farbstoffmassen sich der präformierten Zellstruktur in der Anordnung anbequemen müssen.

Das Vorhandensein der typisch verschiedenen Bilder führt zu der Vorstellung, dass wir es in den Zellen der Hauptstücke mit zwei verschiedenen Protoplasmagebilden zu tun haben. Von diesen ist das eine, die Stäbchenformation, offenbar das starrere Element, das bei Gestaltsveränderungen seine Anordnung nicht wesentlich ändert. Zwischen und lumenwärts von dieser Stäbchenformation liegt ein Protoplasma (etwa dem supranukleären Protoplasma der Autoren entsprechend), das bei engem Lumen des Kanälchens lumenwärts hervorquillt, bei Lumenerweiterung zwischen die Stäbchen hineingedrängt wird. Mit diesem Protoplasma werden bei den verschiedenen Formzuständen der Zellen die Farbstoffgranula verlagert.

Viel bedenklicher als die Reihenanordnung ist eine andere Reihe von Tatsachen für die Auffassung, dass die Stäbchensubstanz mit der Farbstoffbeladung der Zellen nichts zu tun hat. Ich konnte in Altmannpräparaten die Orte der Farbstoffeinlagerung stets wieder finden. Teilweise, bei Karmin, Trypan-

blau, waren sie an der Färbung zu erkennen; in den übrigen Fällen lagen in den Resultaten der Gefrierschnitte entsprechender Anordnung ungefärbte Lücken in den Zellen. Regelmässig war eine völlige Übereinstimmung der Ausdehnung und Form dieser Gebilde mit den Bildern, die die Gefrierschnitte darboten. In fortgeschrittenen Stadien der Farbeinlagerung, die ja dann, auch in den Gefrierschnitten erkennbar, weit in das Gebiet der Stäbchen hineinreicht, ist in Altmannpräparaten ein Teil der Stäbchensubstanz verschwunden, und zwar immer an den Stellen, wo die Farbe liegt.

Spricht dieser Befund nun aber dafür, dass die Stäbchensubstanz als Trägerin der eingelagerten Farbstoffmassen fungiert? Ich glaube nicht. Es ist zunächst auffällig, dass auch in Fällen sehr schwacher Speicherung Speicherungsorte niemals die Fuchsinfärbung annehmen.

Vor allem aber ergab die Besprechung der maximalen Speicherungsbilder, dass die starke Farbeinlagerung allmählich zu Schädigung und Abstossung umschriebener Protoplasmateile führt. Der Zerfall und Schwund der Stäbchensubstanz an diesen Einlagerungsorten grosser Farbstoffmassen ist also schon aus der Anordnung und dem Aussehen der Farbstoffeinlagerungen in diesen Stadien verständlich.

Ich glaube mich demnach für berechtigt, entgegen der Ansicht Suzukis und anderer Autoren, mich der Anschauung Policards anzuschliessen, der die Farbstoffgranula für Gebilde hält, die mit den Heidenhainschen Stäbchen nichts zu tun haben.

### 9. Aggregatzustand der Farbstoffeinlagerung in den Hauptstücken.

Nachdem es aus dem vorigen Kapitel fast sicher geworden ist, dass die Farbstoffkorpuskeln keinen direkten Zusammenhang mit den Heidenhainschen Stäbchen besitzen, müssen

wir noch kurz die Frage nach dem Aggregatzustand berühren, in dem der Farbstoff in der Zelle vorhanden ist.

Diese Frage brauchte nach unseren Befunden gar nicht aufgeworfen zu werden, wenn nicht von einer Reihe von Autoren (aus neuerer Zeit besonders Gross [1911]) die Farbstoffeinlagerung als Niederschlagsbildung in den Zellen aufgefasst worden wäre. Gross sagt z. B. S. 570: „Mit der Vorstellung einer Rückresorption schwer vereinbar ist das Verhalten des injizierten Farbstoffes (Tolidinblau [Trypanblau d. Verf.]), der in den Hauptstücken als blauer Farbstoff ungelöst ausgeschieden wird, während die Schleifen einen roten gelösten Farbstoff abgeben.“

Vergleicht man demgegenüber unsere Taf. 14, Fig. 29 und Taf. 14, Fig. 32, Bilder, die demselben Kanälchenabschnitt verschiedener Nieren entnommen sind, so besteht kein Zweifel, dass aus den hellen Granulis des Anfangsstadiums (Fig. 29) dunkle Granula des späteren Stadiums geworden sind. Die Granula haben — darüber besteht kein Zweifel —, an Färbungsintensität zugenommen. Das gleiche lässt sich bei allen Farbstoffen beobachten, ohne dass helle und dunkle Granula wesentlich verschieden gross wären.

Daraus folgt, dass in einem und demselben Granulum eine allmähliche Konzentrierung der Farbstoffe erfolgt. Ich kann mir diese Tatsache nicht anders denken, als dass das Granulum mit einer Farbstofflösung erfüllt ist, die einer allmählichen Konzentrierung unterliegt.

Ich weise zudem auf das in dem Kapitel über die Wasserresorption für Bayrisch Blau Gesagte hin. Dort fand sich ebenso wie bei den Karminpräparaten ausgefallener und gelöster Farbstoff nebeneinander im Schnitt. Bei allen Farbstoffen besitzen die in den Zellen der Hauptstücke gelegenen Farbstoffgranula

einen ähnlichen Farbenton wie der in dem Blutplasma in homogener Schicht angetroffene Farbstoff.

So ergibt sich also nicht der geringste Anhaltspunkt, den Aggregatzustand des Farbstoffes in den Zellgranulis als fest zu bezeichnen.

Dagegen besteht eine sehr grosse Schwierigkeit, den Lösungszustand, in dem sich der Farbstoff befindet, näher zu verstehen. Es besteht für alle stärker gespeicherten Farbstoffe ein starkes Missverhältnis zwischen der Wasserlöslichkeit und der in dem Zellgranulum sichtbaren optischen Konzentration. Für Methylenblau wies Michaelis (1906) darauf hin und konnte durch Herstellung einer mit Methylenblau geschüttelten Ölemulsion, die er mikroskopisch mit den gefärbten Zellgranulis verglich, feststellen, dass in den Zellgranulis der Farbstoff in ca. 150 facher Konzentrierung aufgespeichert sein müsse gegenüber dem maximalen Lösungsvermögen des Wassers.

Die Erforschung der Bedingungen, die das Zellprotoplasma zu dieser fast unvorstellbaren Stoffkonzentrierung befähigen, erscheint ausserordentlich wichtig. Sie würde uns dem Problem der Farbstoffspeicherung näher führen.

### 10. Dispersität und Speicherung der Farbstoffe.

Aus den Protokollen geht hervor, dass die angewandten Farbstoffe in sehr verschiedenem Masse zur Speicherung in den Zellen der Hauptstücke neigen. In der Art der Speicherungsanordnung ist, wie in den Kapiteln über das Zustandekommen der Speicherung ausgeführt wurde, bei allen Farbstoffen der gleiche Typus realisiert, mit der Beschränkung, dass bei allen Farbstoffen ausser bei Pyrrholblau (vielleicht auch Diamingrün B) das Maximum der Färbung im proximalen Teil der Hauptstücke liegt, und die Färbung von hier aus in distaler Richtung abnimmt. Nur Pyrrholblau wich insofern von diesem Typus ab, als das Maximum weiter distal im mittleren Drittel

der Hauptstücke lag, von wo aus in beiden Richtungen die Färbung abnahm.

Der im ganzen gleichmässige Typus der Speicherung bei den meisten Farbstoffen legte den Gedanken nahe, durch Vergleiche der Speicherungsintensität nähere Aufschlüsse über die Speicherungsfunktion der Zellen zu erhalten. Um die Speicherungsphänomene verschiedener Farbstoffe untereinander zu vergleichen, sind sehr umständliche Überlegungen erforderlich. Nachdem mit Sicherheit erkannt war, dass während der Hauptausscheidungszeit eine regelmässige Zunahme der Speicherungsfärbung erfolgt, konnte nur das von dem Farbstoff erreichte Maximum zu einem Vergleich der Farbstoffe untereinander herangezogen werden. Dieses erreichte Maximum stellt ja ungefähr die Menge Farbstoffes dar, der im günstigsten Falle in der Niere zurückbehalten werden kann. Ganz übereinstimmend bei allen Farbstoffen lag dieser günstigste Punkt am Schlusse der Zeit, während der hochkonzentrierter Urin ausgeschieden wurde. Daraus resultiert, dass das Maximum der erreichten Färbung bei jedem Farbstoff zu anderer Zeit angetroffen wird. Es genügt demnach zum Vergleichen der Färbungstendenz von verschiedenen Farbstoffen nicht, wenn stets nach einer bestimmten Zeit (etwa 24 Stunden post injectionem) untersucht wird. Bevor nicht durch eine grössere Anzahl von Untersuchungen der Verlauf der Speicherungsfärbung bekannt ist, lässt sich über die Speicherungsfähigkeit eines Farbstoffes gar nichts aussagen.

Zu meinen Vergleichen benutzte ich die erzielten Maximalfärbungen bei den einzelnen Farbstoffen. Trotzdem stehen dem Vergleiche noch grosse Schwierigkeiten gegenüber. Es muss hervorgehoben werden, dass nicht mit äquimolekularen Lösungen gearbeitet werden konnte. Denn da die Vergleiche nur mit optischen Methoden angestrebt werden konnten, musste mit annähernd gleich intensiv gefärbten Farblösungen gearbeitet werden.

Die Herstellung solcher Farblösungen stösst auf fast unüberwindliche Schwierigkeiten, besonders dann, wenn eine rote Farblösung mit einer blauen verglichen werden soll. Vor allem aber ergeben sich zum Teil so starke Unterschiede in der Farbenintensität der Lösungen, dass z. B. eine 4%ige Patentblaulösung einer 1%igen Trypanblaulösung an Intensität gleich kam.

Trotzdem in quantitativer Hinsicht aus diesen Überlegungen heraus ganz bedeutende Fehlergrenzen in Rechnung gestellt werden müssen, sind die Resultate für verschiedene Farbstoffe so different, dass sich aus ihnen eine Reihe markanter Sätze ergeben.

1. Sehr diffusible Farbstoffe werden sehr wenig oder gar nicht gespeichert.

2. Von einer gewissen Grenze der Dispersität ab werden die Farbstoffe mit abnehmender Dispersität stärker gespeichert.

Zur Begründung diene folgendes: Die beobachtete Maximalintensität der Speicherung während der Ausscheidung von Patentblau V, Lichtgrün und indigschwefelsaurem Natron war stets sehr minimal, sogar kurz nach Ablauf der Zeit, in der dauernd starke Farbstoffmengen die Nieren passiert hatten.

Wasserblau, in der Dispersität auf obige Farbstoffe folgend, wird ziemlich bedeutend gespeichert. Aber selbst in den Maximalstadien der Speicherung ist dort lange nicht die Intensität der Färbung erreicht, wie etwa bei Trypanblau.

Die Karminpräparate sind wegen ihrer Rotfärbung schwer nach ihrer Intensität mit den blauen Farbstoffen zu vergleichen.

Was die absolute Intensität der erreichten Färbung betrifft, steht Trypanblau an der Spitze aller untersuchten Farbstoffe. Die Isolationspräparate (Figg. 22—25) widersprechen scheinbar dieser Behauptung. Sie sind aber für diese Beobachtungen nicht ausschlaggebend. Bayrisch Blau-Kanälchen

sehen, mit Salzsäure isoliert, deshalb so intensiv gefärbt aus, weil in ihnen der Farbstoff gefällt wird; Trypanblau-Kanälchen verlieren im Gegenteil durch Extraktion einen Teil ihres Farbstoffes. Einzig massgebend für diese Betrachtungen sind die Untersuchungen an dicken Gefrierschnitten. Aus ihnen haben sich dann auch die erwähnten Resultate ergeben.

Die höchstkolloidalen Farbstoffe endlich: Diamingrün, Nigrosin, Pyrrholblau bewirken niemals so starke Färbungen wie die vorher beschriebenen.

Aus nachfolgender Erwägung ergibt sich jedoch, dass dessenungeachtet gerade bei ihnen eine relativ sehr starke Speicherung erfolgt.

Aus der oben (S. 208 ff.) begründeten Erwägung heraus, dass die Speicherung zu der Zeit erfolgt, in der die Hauptfarbstoffmengen die Niere durchströmen, ergibt sich selbstverständlich, dass die Grösse der Farbstoffdurchströmung in der Zeiteinheit in Betracht gezogen werden muss.

Mit der Dispersität der Farbstoffe nimmt, wie anfänglich dargelegt wurde, die Ausscheidungsgeschwindigkeit ab. Daraus folgte schon mit Sicherheit, dass, da kolorimetrisch äquivalente Farbstoffmengen injiziert wurden, in der Zeiteinheit um so geringere Farbstoffmengen die Niere durchströmen, je kolloider ein Farbstoff ist. Erst bei Heranziehung dieser Erwägung wird es ja besonders eindringlich gemacht, dass trotzdem die maximal gespeicherte Farbstoffmenge in der Reihe von Patentblau V bis Trypanblau zunimmt.

Die hochkolloidalen Farbstoffe Diamingrün, Pyrrholblau und Nigrosin stehen in ihrer Ausscheidbarkeit insofern um eine grosse Stufe hinter allen übrigen Farbstoffen zurück, als sie fortdauernd in ganz minimalen Konzentrationen ausgeschieden werden.

Dass trotzdem bei Pyrrholblau so starke Speicherung

eintritt, beweist, dass seine Speicherungstendenz besonders gross ist.

Spritzt man von weniger kolloiden Farbstoffen so dünne Lösungen ein, dass ähnlich hellgefärbter Urin sezerniert wird, so ist eine Speicherung kaum zu erkennen. Ich habe solche Versuche z. B. mit Lithionkarmin angestellt. Die Speicherung im ganzen wird durch die geringe Ausscheidung der hochkolloiden Stoffe natürlich verzögert, aber im Vergleich zu den die Niere passierenden minimalen Farbstoffmengen ist die Speicherung so stark, dass gegenüber Trypanblau und den übrigen Farbstoffen sie unbedenklich als relativ beträchtlich stärker angesehen werden muss.

### 11. Farbstoffspeicherung und Permeabilität der Nierenzellen.

Die gesetzmässige Verschiedenheit in der Wirkung von Farbstoffen verschiedener Dispersität auf die Nierenzellen muss offenbar ihren Grund in einem bestimmten Bau der Nierenzellen haben. Dieser Grund könnte natürlich ein chemischer sein, eine Ansicht, auf die die Anschauungen bei weitem der meisten Forscher fussen; sobald man den Nierenzellen ein in ihrem Bau begründetes Wahlvermögen gegenüber chemisch differenten Stoffen zubilligt, gründet man seine Ansicht von ihrer Funktion auf chemische Gesichtspunkte. Es hat sich aber bei unseren Untersuchungen herausgestellt, dass alle scheinbare Willkür der Nierenzellen bei der Aufnahme verschiedenartiger ihnen angebotener Stoffe ein Begriff ist, der durch ungenaue Beobachtungen und daraus zu schnell gezogene Schlüsse entstanden ist. So hat sich gezeigt, dass im Gegensatz zu der noch heute vielfach herrschenden Ansicht alle einzelnen Kanalsysteme der Niere gleichmässig arbeiten; es hat sich dabei eine überraschende Gesetzmässigkeit in Erscheinungen gezeigt, die im Verlaufe der Ausscheidung auftreten. Diese Färbungsphänomene, von denen in den vorhergehenden Abschnitten die Rede

war, drängen dazu, die Arbeit der Nierenzellen von anderen Gesichtspunkten aus zu betrachten, als es bisher meist geschah. Wenn wir solchen Gesetzmässigkeiten gegenüberstehen, können wir den Vorgang der Farbstoffabsonderung nicht mehr unter den verschwommenen Begriff der Sekretion rechnen, sondern müssen bemüht sein, die beobachteten Gesetzmässigkeiten zu einer schärferen Definition des Absonderungsvorganges zu verwerten.

Die Ergebnisse des 2. Abschnittes legen die Vorstellung nahe, dass es sich bei dem Vorgang der Farbstoffabsonderung in der Niere um ähnliche Verhältnisse handelt, wie beim Durchtritt von Stoffen durch ein feinporiges Filter, wie dies im Dialysierversuch realisiert ist. In der Tat lassen sich auch alle übrigen Ergebnisse meiner Untersuchungen am besten unter dieser Vorstellung vereinigen. Wenn Stoffe grösserer Dispersität leichter durch den Dialysierschlauch dringen und auch schneller und in stärkerer Konzentration von der Niere ausgeschieden werden als Stoffe geringerer Dispersität, so muss man unwillkürlich daran denken, dass ja, wie die physikalischen Untersuchungen gezeigt haben, die Dispersität einer Lösung abhängig ist von der Grösse der in ihr enthaltenen Teilchen. Es soll hier nicht von der Hand gewiesen werden, dass möglicherweise auch andere Eigenschaften der Zellen und der auszuscheidenden Stoffe bei dem Absonderungsvorgang eine Rolle spielen; vor allem lehren zahlreiche Untersuchungen, dass in den Nierenzellen sich zweifellos synthetische und chemische Vorgänge anderer Art abspielen; es ist aber auch ferner möglich, dass die hier beobachtete Parallelität zwischen Dispersität und Ausscheidung eine auf anderem, vielleicht elektrochemischem Gebiet liegende Ursache besitzt; es bleibt trotzdem wichtig, diese Parallelität zu betonen und auf ihre offenbar grundlegende Bedeutung für das Problem der Harnbereitung hinzuweisen.

Das Bestehen der erwähnten Gesetzmässigkeit lässt nun wichtige Schlüsse auf den Bau der Nierenzellen zu; besonders muss die Niere als ein Organ bezeichnet werden, das wie wenige sonst geeignet ist, über die Frage der Zellpermeabilität Aufschlüsse zu geben. Allerdings zeigen die vorangegangenen Erörterungen zur Genüge, dass zur Aufstellung zwingender Schlüsse die Beachtung einer grösseren Reihe von Faktoren unerlässlich ist. In den Untersuchungen der Höberschen Schule, die die Bedeutung der Nierenzelle als Untersuchungsobjekt für die Fragen der Zellpermeabilität erweisen, führte die Nichtbeachtung einiger Faktoren zu unvollständigen Resultaten.

Der gleichmässige Verlauf aller Versuche, die mit einem bestimmten Farbstoffe ausgeführt wurden, lässt zunächst den wichtigen Schluss zu, dass die absondernden Stellen in der Niere bei verschiedenen Individuen und unter verschiedenen physiologischen Bedingungen annähernd konstant arbeiten. Diese Konstanz äussert sich auch in dem regelmässigen histologischen Bilde, das man in geeignet ausgeführten Versuchen erhält; sie ist begründet in einer Farbstoffeinlagerung, die alle einzelnen Kanälchensysteme in unter sich gleichartiger Weise befällt. Diese Konstanz ist, wie wir oben sahen (S. 168 ff.), nur dadurch zu erklären, dass ein stetiger Farbstoffstrom durch die Zellen hindurchtritt, aus dem heraus die Zellen Farbstoff zurückhalten, d. h. speichern. Dass dieselben Zellen von einem Farbstoff grösserer Dispersität mehr durchlassen und dabei wenig speichern, von einem Farbstoffe geringerer Dispersität weniger durchlassen und dabei stark speichern, lässt sich mit einer konstanten gegebenen Permeabilität der Nierenzellen sehr gut vereinigen. Es wäre nach Anstellung geeigneter Versuche ein Leichtes, dieser Permeabilitätsgrösse der Nierenzellen einen zahlenmässigen Ausdruck zu verleihen; meine Versuche sind dazu deshalb nicht geeignet,

weil die Verwendung der kleinen Versuchstiere die intravenöse Eingabe der Farbstoffe unmöglich machte; es hat sich nämlich herausgestellt, dass Farbstoffe von geringerer Dispersität vom subkutanen Depot aus zumeist in sehr viel geringerer Konzentration ins Blut übertreten als Farbstoffe höherer Dispersität. Deshalb werden die zirkulierenden Farbstoffmengen so gering, dass sie oft schwer sichtbare Färbungen hervorrufen. In meinen Versuchen war Diamingrün B der Grenzfarbstoff, der gerade noch die Nierenzelle durchsetzte.

Von besonderem Interesse und zu weiteren Untersuchungen anregend ist es nun, dass die Permeabilität der Nierenzellen beim Frosche eine andere Grösse zu besitzen scheint, als bei der Maus. Es ist oben (S. 242 ff.) auf diese Tatsache genauer eingegangen worden, hier soll sie uns zur besseren Begründung und Erläuterung der aufgefundenen Gesetzmässigkeit dienen.

Die regelmässige, eigentümliche Anordnung der Speicherungsfärbung zeigt aber weiter, dass die Permeabilitätsverhältnisse in der Niere sehr viel komplizierter liegen, als sie der blosse Vergleich der Ausscheidungskurven verschiedener Farbstoffe vermuten lässt. Es sei hier daran erinnert, dass wir bei den meisten speicherungsfähigen Farbstoffen am Schlusse der maximalen Ausscheidungsperiode das glomerulare Ende des Hauptstückes am stärksten mit Farbstoff beladen fanden, und dass von hier aus die Intensität der Färbung in distaler Richtung stetig abnimmt, dass ferner das glomerulare Ende in der Ausscheidungsperiode stets am frühesten eine Farbstoffeinlagerung erkennen lässt, und sich die Färbung im weiteren Verlaufe der Farbstoffausscheidung allmählich in distaler Richtung ausbreitet. Es läge nahe, für diese gesetzmässige Ausbreitung der Färbung Zirkulationsverhältnisse zur Erklärung heranzuziehen. Leider sind unsere Kenntnisse in dem hier in Betracht kommenden Teil der Nierenzirkulation sehr lückenhaft, so dass wir nicht wissen, in welcher Reihenfolge die einzelnen Windungen

des Hauptstückes von dem Blutstrom umspült werden. Es liesse sich ja denken, dass die distalen Abschnitte von einem weniger konzentrierten Farbstoffstrom durchspült werden, als die glomerularen. Immerhin zeigt die Abbildung bei Peter (1909), dass das Vas efferens des Glomerulus sich sofort an die 37.—39. Schlinge des Hauptstückes heranlegt, und keineswegs den komplizierten Windungen desselben in einer entsprechenden Anordnung folgt. Sehen wir somit, dass die eigentümliche Anordnung der Speicherungsfärbung wohl schwerlich durch den Verlauf der Blutgefässe und eine sich daraus ergebende ungleiche Durchströmung der verschiedenen Abschnitte des Hauptstückes erklärt werden kann, so bliebe, falls man eine gleichmässige Permeabilität in den verschiedenen Teilen des Hauptstückes annehmen wollte, noch die Möglichkeit, dass der Farbstoff auf dem Wege der Rückresorption im Sinne Ludwigs in die Zellen eindränge. Aber auch hier begegnet die Annahme einer gleichmässigen Permeabilität der Zellen in dem ganzen Hauptstück unüberwindlichen Schwierigkeiten. Wollte man mit Ludwig annehmen, der Farbstoff trete in einer verdünnten Lösung aus dem Glomerulus heraus, so würde die Speicherung in den Hauptstückzellen auf dem Wege einer Rückresorption erfolgen; wenn aber, wie Ludwig will, dadurch eine Eindickung des Harnes stattfinden soll, so müsste der Harn, eine in distaler Richtung gleichbleibende Permeabilität der Zellen und eine gleichbleibende Tendenz zur Rückresorption vorausgesetzt, in distaler Richtung an Konzentration zunehmen, die Speicherung also eher zu- als abnehmen. Eine Abnahme der rückresorbierenden Kraft vollends kann im Sinne Ludwigs keinesfalls für die distal gelegenen Kanälchenabschnitte angenommen werden, da ja, wie spätere Untersuchungen gezeigt haben, gerade in den Markanteilen eine Rückresorption von Wasser und bestimmten Substanzen mit Sicherheit möglich ist.

Es bleibt demnach nur die Möglichkeit, die eigentümliche

Anordnung der Speicherungsfärbung aus einer verschiedenen Permeabilität der einzelnen Hauptstückabschnitte zu erklären. Wir können den Satz aufstellen, dass die Permeabilität in distaler Richtung in den Hauptstücken zunimmt. Vielleicht ist die Anordnung der bei Anwendung der Altmannschen Methode mit Fuchsin färbbaren Substanzen geeignet, zum Verständnis dieser Tatsache beizutragen. Wie Suzuki gezeigt hat und wie ich durchaus bestätigen kann, zeigen diese mitochondrialen Substanzen, die zuerst von Heidenhain als Stäbchen beschrieben wurden, eine ganz analoge Anordnung wie die nach Farbstoffausscheidung auftretenden Färbungen. Auch hier ist der glomerulare Abschnitt am dichtesten mit Stäbchen versehen, in distaler Richtung werden die Stäbchen immer spärlicher; wie unten erörtert werden soll, sind die Stäbchen wahrscheinlich sogar für die Ablagerung des Farbstoffes verantwortlich zu machen, wenn auch nicht in dem Sinne, wie noch Suzuki es will, nämlich dass der Farbstoff in Teilen der Stäbchen abgelagert werde. Wie weit man nun auch in dem Bestreben gehen will, die Struktur der Nierenzellen mit ihrer sichtbaren Funktion in Zusammenhang zu bringen, so spricht doch immerhin die Abnahme der Stäbchensubstanz in distaler Richtung der Hauptstücke für eine Abnahme der Dichtigkeit des Protoplasmas in derselben Richtung. Nimmt aber die Dichtigkeit des Protoplasmas ab, so ist anzunehmen, dass damit die Durchlässigkeit desselben zunimmt, womit wir also zu demselben Schlusse kommen wie bei der Betrachtung der Speicherungsfärbung.

Besteht nun die Ansicht zu Recht, dass die Nierenzellen eine bestimmte Permeabilität besitzen, und dass diese Permeabilität in den Nierenzellen um so grösser wird, je weiter entfernt sie vom Glomerulus sitzen, so muss gefordert werden, dass nicht in allen Fällen die Speicherung von Farbstoff dasselbe Bild hervorruft. Nimmt man nämlich zum Versuch einen

Farbstoff von so geringer Dispersität, dass seine Moleküle beim Durchtritt durch die Zellen des glomerularen Abschnittes schon erhebliche Schwierigkeiten finden, aber von den weiter distal gelegenen Hauptstückteilen noch besser durchgelassen werden, so muss sich nach einiger Zeit ein anderes Bild ergeben; solche Verhältnisse werden offenbar für die Resultate bei Pyrrholblau verantwortlich zu machen sein. Hier bieten die glomerularen Abschnitte der Hauptstücke dem Farbstoff so grosse Widerstände, dass zu einer Speicherung nur wenig dargeboten wird, in den mittleren Teilen dagegen wird, da die Permeabilität eine grössere ist, mehr Farbstoff durchtreten und mehr gespeichert werden, in den untersten Abschnitten endlich ist die Permeabilität wieder zu gross, als dass trotz reichlichen Farbstoffdurchtrittes wesentliche Mengen desselben gespeichert werden könnten. Entsprechend sind in den ersten Tagen der Pyrrholblauspeicherung die mittleren Abschnitte der Hauptstücke am stärksten mit Farbstoff beladen, später tritt ein Ausgleich wohl deshalb ein, weil die Speicherung in den glomerularen Teilen im Vergleich zu der Speicherung in den weiter distal gelegenen Abschnitten mehr zunimmt, was daraus erklärlich wird, dass bei einer Abnahme des Farbstoffes im Blut diese Abnahme sich in dem Farbstoffangebot der glomerularen Teile weniger stark bemerkbar machen wird als in den mittleren und distalen Abschnitten, die anfangs von einem stärkeren Farbstoffstrom durchflossen wurden. So ist denn für die späteren Stadien der Pyrrholblaunieren die gleichmässige Färbung der Hauptstücke in der ganzen Länge charakteristisch. So dienen die scheinbar abweichenden Befunde der Pyrrholblauversuche als Bestätigung und Ergänzung unserer oben dargelegten Ansicht.

### 12. Farbstoffausscheidung und normale Nierenarbeit.

Die genaue Kenntnis der Art und Weise, wie die Niere die Farbstoffe hindurch passieren lässt, würde relativ be-

deutungslos sein, wenn nicht damit ein Rückschluss auf die normale Nierenarbeit möglich wäre.

Unter Ausserachtlassung aller anderen Punkte muss vor allem immer wieder darauf hingewiesen werden, dass die Injektion relativ sehr grosser Farbstoffmengen eine enorme Arbeitsbelastung der Nieren darstellt. Wie nahe wir dabei oft an die Grenze des Pathologischen heranstreifen, lehren die Fälle, in denen durch Injektion zu konzentrierter Lösungen schwerste Zelldegenerationen in der Niere eintreten. So wird z. B. eine 2%ige Nigrosinlösung von der Niere nicht vertragen, die 1%ige Lösung dagegen erzeugt wenigstens keine erkennbaren Schädigungen.

Trotzdem, glaube ich, kann das Studium der Farbausscheidung sehr gut auf die normale Nierenarbeit Anwendung finden. Besonders eindringlich sprechen dafür die Resultate der Untersuchung mit den dem Harn charakteristischen Stoffen. Erst neuerdings hat Leschke auf dem 31. Kongress für innere Medizin am 20.—24. April 1914 durch eine Reihe komplizierter Methoden die Ausscheidung der charakteristischen Harnsubstanzen wie Kochsalz, Harnstoff, Phosphate usw. in die Harnkanälchen verlegt. Er mag z. T. ähnliche Bilder vor Augen gehabt haben. Kurz möchte ich noch dazu bemerken, dass sicherlich trotzdem die Ausscheidung durch den Glomerulus möglich sein kann. Die Gründe sind die gleichen, die bei der Farbstoffausscheidung in Betracht kommen.

Inwieweit der Harnsäurenachweis (s. bes. v. Wittich 1856 und 1875, Courmont et André 1904, Sauer 1898) zuverlässig ist, darüber besteht noch keine Einigkeit. Interessant ist jedenfalls, dass Courmont und André Bilder beschreiben und abbilden, die mit den Bildern bei der Farbstoffspeicherung ausserordentlich ähnlich sind.

Mit Recht weist endlich Suzuki auf die wesentliche Übereinstimmung der Resultate hin, die die Untersuchungen

von Ulrich (1912), Schmidt (1907), Miller (1911) u. a. über Hämoglobin- und Gallenfarbstoffausscheidung ergaben, mit den durch körperfremde Farbstoffe erzeugten Bildern. Auch hier erfolgt eine deutliche Speicherung, die bei Gallenfarbstoffen eine ähnliche Anordnung besitzt, wie bei Karmin und anderen Farbstoffen, bei Hämoglobin dagegen mehr den von uns für Pyrrholblau entdeckten Typus besitzt.

Speziell für die Gallenfarbstoffe machte ich eine interessante bestätigende Beobachtung an einem leberkranken Frosch. Hier zeigten Isolationspräparate eine gelb gefärbte Granulierung in dem sog. 2. Abschnitt der Kanälchen, die in der Lagerung und Anordnung durchaus mit Bildern der Farbstoffausscheidung übereinstimmte. Auch hier war das Maximum dem Glomerulus genähert, auch hier ein allmähliches Schwächerwerden der Färbung in distaler Richtung. Endlich war auch hier in allen Kanälchen die gleiche Farbstoffeinlagerung erfolgt.

Ich schliesse mich also durchaus der Ansicht Suzukis an, dass wir in beiden Fällen das Resultat desselben Vorganges haben.

Da für die körperfremden Farbstoffe erkannt ist, dass die Färbung, die sie in der Niere erzeugen, keine Ausscheidung bedeutet, so kann auch für die körpereigenen Substanzen, die in gleicher Lokalisation angetroffen werden, nur eine Speicherung angenommen werden.

## 13. Wo werden die Farbstoffe ausgeschieden?

Mit dieser Frage treten wir in das heikle Gebiet des berühmten Streitpunktes ein, der seit Ludwig, Bowman und Heidenhain die Forscher eingehend beschäftigt, der aber bis zum heutigen Tage noch keine befriedigende Lösung gefunden hat. Und doch hängt die ganze Vorstellung von der Art der Nierenarbeit an der einwandfreien Lösung dieser Frage.

Insofern die Farbstoffe zur Lösung des Problems herangezogen wurden, sind die Streitpunkte in der Einleitung ausreichend dargestellt; es muss mir hier jedoch fernliegen, auf die übrigen zahllosen Arbeiten physiologischer, pharmakologischer und klinischer Art einzugehen, die sich mit dem wichtigen Problem befassen.

Soll ich kurz die Ergebnisse meiner Untersuchungen zusammenfassen, die für die oben aufgeworfene Frage in Betracht kommen, so wird durch die Feststellungen des Kapitels 3 die Ansicht hinfällig, dass bei der Ausscheidung der Farbstoffe typische Sekretionsarbeit geleistet werde. Sollte eine sekretorische Arbeit der Hauptstückzellen Sinn haben, so wäre es nur der, dass durch sie Stoffe, die in geringer Konzentration im Blute kreisen, gesammelt werden und hochkonzentriert in die Harnflüssigkeit ausgeschieden werden. Dass dem so sei, wurde zumeist aus dem Vorhandensein granulär angeordneter Farbstoffmassen während der Ausscheidung geschlossen; nun wir nachgewiesen haben, dass diese Massen nicht die Ausscheidungsform des Farbstoffes darstellen, fällt dieser Grund für die Annahme einer sekretorischen Zellarbeit weg. Wir konnten im Gegenteil sicher machen, dass die Farbstoffe stets in einem verdünnten Strome aus dem Blute abgeschieden werden müssen, der stets viel niedrigere Prozente Farbstoff enthält als das Blut; wir konnten wahrscheinlich machen, dass diese Konzentration abhängig ist von der Teilchengrösse des Farbstoffes resp. seinem Lösungszustand. Daraus ergibt sich, dass die Ausscheidungsarbeit gebunden ist an eine bestimmte präformierte Porengrösse in den ausscheidenden Zellen. Gegen eine typische sekretorische Arbeit spricht aber weiter, dass die einzelnen Teile, die Kanälchensysteme, die die Niere zusammensetzen, alle absolut gleichzeitig und gleichmässig funktionieren, was aus dem typischen Fortschreiten der Speicherungsfärbung erschlossen werden

kann; es besteht also kein Abwechseln in der Funktion, wie Heidenhain und nach ihm fast alle Untersucher wollten; diese Meinung entstand aus der irrigen Voraussetzung, dass die verschieden gefärbten Kanalquerschnitte, die man auf einem Schnitte durch eine Niere antrifft, verschieden stark funktionierenden Kanalsystemen angehörten, während sie doch, wie die Untersuchung mit Isolationsmethoden erweist, in verschiedenen Teilen desselben Kanälchens gelegen und deshalb verschieden intensiv mit Farbstoff beladen sind.

Aus unseren Untersuchungen ergab sich somit, dass zur Ausscheidung der Farbstoffe ganz gewaltige Flüssigkeitsmengen notwendig sind, die jedenfalls sehr viel grösser sein müssen als die Menge des definitiven Harnes; damit ist eine sehr wichtige Annahme der Ludwigschen Theorie gestützt. Wir sahen ferner, dass für eine Eindickung des Harnes in den unteren Harnwegen aus dem mikroskopischen Bilde deutliche Zeichen erkennbar sind, dass die erhebliche Farbstoffausfällung in Form von Farbstoffcylindern nicht anders zu erklären war. Insoweit stimmen die Ergebnisse meiner Arbeit mit den Vorstellungen Suzukis überein.

Über den Ausscheidungsort des Farbstoffes selbst gibt das mikroskopische Bild keine Auskunft, weil der Farbstoff gelöst in so verdünnter Form abgeschieden wird, dass sein Weg nicht gefärbt erscheint. Will man trotzdem die Versuche mit Farbstoffen zur Entscheidung dieser Frage mit heranziehen, so ist das nur mit Hilfe von Umwegen indirekt möglich. Die Tatsache, dass während der Farbstoffausscheidung beträchtliche Mengen Farbstoffes in den Zellen der Hauptstücke gespeichert werden, zeigt an, dass diese Zellen für die Farbstoffe permeabel sind. Durch diese Eigenschaft unterscheiden sich die Hauptstückzellen nicht nur von allen übrigen Zellen der Niere, sondern auch, wie besonders Höber schon hervorgehoben hat, von fast allen Epithelzellen des Körpers, bei denen wohl

vielfach eine Aufspeicherung von basischen, sog. lipoidlöslichen Farbstoffen beobachtet wurde, die sich aber den hier angewandten sauren, lipoidunlöslichen Farben gegenüber fast ausnahmslos ablehnend verhalten. Die von mir angewandten Farben werden prinzipiell alle vom Körper in der Weise verarbeitet, wie es von Goldmann für Trypanblau und Pyrrholblau beschrieben wurde, d. h. sie werden in überall im Körper vorhandenen dem Bindegewebe angehörigen Zellen granulär gespeichert; es handelt sich auch hier um keine Anfärbung präformierter Granula, sondern um eine Retention des gelösten Farbstoffes in hochkonzentrierter Tröpfchenform. Es ist bei dieser Sachlage von höchstem Interesse, daran zu erinnern, dass ja die Zellen der gewundenen Kanälchen entwickelungsgeschichtlich mesodermaler Abkunft sind; ihre von anderen epithelialen Zellen abweichenden Potenzen hinsichtlich der Permeabilität gewinnen dadurch vielleicht bedeutend an Verständlichkeit. Histologisch unterscheiden sich die Hauptstückzellen, wie oben näher auseinandergesetzt wurde, von allen übrigen Zellen durch den Besitz des Bürstensaumes. Diese eigentümliche Modifikation des dem Lumen zugewandten Zellendes lässt die Vermutung aufkommen, dass gerade in ihm die Ursache für das abweichende Verhalten der Zellen in ihrer Permeabilität zu suchen ist. Diese Vermutung würde zu der Anschauung führen, dass der Farbstoffstrom, aus dem heraus die Farbstoffgranula sich allmählich ablagern, in der Richtung vom Lumen nach aussen die Hauptstückzellen durchströmt. Beweise sind für diese Ansicht aus dem mikroskopischen Bilde nicht zu erbringen; doch lässt sie sich ebensowenig widerlegen. Verständlicher wird meines Erachtens die Nierenarbeit, wenn man annimmt, dass der Farbstoff in die Hauptstückzellen auf dem Wege der Rückresorption eindringt.

Zur Begründung diene folgendes: es darf als sicher gelten, dass ein intensiver Wasserstrom die Hauptstückzellen ständig

durchsetzt und dass dieser Flüssigkeitsstrom die auszuscheidenden Farbstoffe und wohl auch die Salze in einer Konzentration enthält, die von der Dispersität der Stoffe abhängig ist. Diese Abhängigkeit von der Dispersität ist, wie wir in Kapitel 11 sahen, in dem Bau der Nierenzellen begründet. An welcher Stelle in der Ausdehnung der einzelnen Nierenzelle die Ursache für die Konzentrationsbestimmung der durchtretenden Substanzen liegt, ob an der dem Lumen zugewandten Seite, ob im Innern der Zellen oder an der äusseren Oberfläche, entscheidet meines Erachtens über die anzunehmende Richtung des Flüssigkeitsstromes. Nehmen wir zuerst an, das Hindernis, das grobmolekularen Stoffen beim Durchtritt durch die Zellen bereitet wird und so zu einer Speicherung der Stoffe in den Zellen führt, liege an der Lumenseite, also im Bürstensaum, so ist nicht einzusehen, was für eine Bedeutung an dieser Stelle ein derartiges Hindernis haben sollte, da doch dem Organismus daran gelegen sein sollte, Stoffe, die einmal aus dem Blute abgegeben wurden, so rasch wie möglich gänzlich hinauszubefördern. Bestände an dieser Stelle ein derartiges Hindernis, so liesse sich die Reihenfolge in dem Auftreten der Speicherungsgranula, die ja, wie wir sahen, in dem Lumenende der Zellen zuerst auftreten, gut mit einer Strömungsrichtung von aussen nach innen im Sinne einer absondernden Tätigkeit der Hauptstückzellen in Einklang bringen. Nimmt man diese Strömungsrichtung an, so wird es andererseits unmöglich, angesichts der Anordnung der Speicherungsgranula den dialysierenden Abschnitt der Zelle in deren Inneres oder an die Basis der Zelle zu verlegen. Läge der dialysierende Teil der Zelle etwa in der Stäbchenregion, also zwischen Bürstensaum und Basis, so müsste die hauptsächliche Stauung zwischen Stäbchenregion und Basalmembran stattfinden, einem Teil der Zelle, in dem erfahrungsgemäss niemals Granula angetroffen werden. Dass aber ein von aussen nach dem Lumen zu ge-

richteter Farbstoffstrom schon an der Basalmembran ein dialysierendes Hindernis antreffen könnte, dagegen spricht der völlige Mangel von Stauungserscheinungen an dieser Stelle.

Nimmt man umgekehrt an, sämtliche Harnbestandteile, mit ihnen in unserem Falle besonders die Farbstoffe, werden nach den Dispersitätsgesetzen mit reichlicher Flüssigkeit in den Glomeruli abgesondert, und die Hauptstückzellen kommen mit diesem Strom an ihrer Lumenseite in Berührung, so würde vermöge einer aufsaugenden Kraft ein Teil des Flüssigkeitsstromes, den wir als provisorischen Harn bezeichnen wollen, in der Richtung von innen nach aussen durch die Zellen hindurchströmen. Bei dieser Annahme müssten wir, um der gefundenen Anordnung und dem Verlaufe der granulären Speicherung gerecht zu werden, das dialysierende Hindernis in den basalen Teilen der Zellen, besonders in dem Gebiet der Stäbchen sehen, während der Bürstensaum für den Eintritt auch hochmolekularer Stoffe kein wesentliches Hindernis darstellen würde. Mit dieser Vorstellung stimmen die beobachteten Tatsachen am besten überein. Ich erinnere daran, dass die ersten Speicherungsgranula gerade an dem dem Bürstensaum zugewandten Ende der Stäbchenregion angetroffen werden, dass ferner bei der Zunahme der Granulazahl die Granulamassen sich sowohl in die Stäbchenzone selbst tiefer hinein, als auch in das unter dem Bürstensaum gelegene Zellgebiet ausbreiten, ein Vorgang, der durchaus auf ein Hindernis in der Stäbchenregion hindeutet, das an dieser Stelle einem von innen nach aussen gerichteten Strome entgegentritt. Wir haben schon in Kapitel 11 darauf hingewiesen, dass an den Stellen der Niere, in denen die Stäbchen nur mangelhaft ausgebildet sind, auch die Speicherung stets nur geringen Umfang annimmt; es geht daraus hervor, dass die Stäbchenbildung im Protoplasma in irgend einer Weise mit dessen Permeabilität in Zusammenhang zu bringen ist, und zwar so, dass die Teile der Haupt-

stücke, die den bestausgebildeten Stäbchenapparat besitzen, die geringste Permeabilität aufweisen und deshalb am meisten Farbstoff zurückhalten. Wir können daraus wohl mit einiger Sicherheit schliessen, dass in der Stäbchenausbildung der eigentliche dialysierende Apparat der Zelle zu erblicken ist. Wir müssen uns davor hüten, anzunehmen, die Zwischenräume zwischen den Stäbchen seien schon die eigentlichen Poren, durch die nun der Dialysierprozess in seinem Umfange bestimmt würde; die hier in Betracht kommenden Strukturen sind sicherlich viel feiner, als sie unsere optischen Hilfsmittel nachweisen können. Nichtsdestoweniger könnte man in den sichtbaren Strukturen ein Abbild der anzunehmenden für die Funktion wichtigen Struktur erblicken.

Bekanntlich besitzen ausser den Hauptstücken, wie schon Heidenhain beschrieben hat, auch die Schaltstücke und der zu ihnen hinführende Teil der breiten Schleifenschenkel eine sehr schön ausgebildete Stäbchenstruktur. Warum finden wir in ihnen keine Speicherungsgranula? Sie sind offenbar an ihrem peripheren Zellende für den Farbstoff nicht permeabel, was zweifellos mit dem Fehlen des Bürstensaumes in Zusammenhang zu bringen ist. Das Vorhandensein der Stäbchenstruktur an dieser Stelle hängt vielleicht mit der Funktion der Wasseraufsaugung zusammen, worüber gleich noch die Rede sein soll.

Welchen Sinn hätte aber der Vorgang der Rückresorption in den Hauptstücken? Ich glaube nicht, dass der Vorgang, der sich aus der sorgfältigen Verwertung unserer Resultate als der wahrscheinlichste ergab, so wenig glaubhaft ist, wie er immer und immer wieder von den Gegnern der Ludwigschen Hypothese hingestellt wird. Sicherlich dient der Mechanismus der Rückresorption in den Hauptstücken nicht oder doch nicht ausschliesslich der Eindickung des aus dem Glomerulus kommenden provisorischen Harnes; trotzdem könnte dieser

Vorgang von erheblichem Nutzen, ja von vitaler Bedeutung für den Organismus sein. Wenn nämlich die Gesetze der Dialyse bei dem Vorgange der Harnabsonderung die grosse Bedeutung haben, wie die Farbstoffversuche lehren, so ist nicht einzusehen, warum die Salze und andere frei im Blutserum gelöste Stoffe wie Zucker nicht auch an der Ausscheidungsstelle aus dem Blute mit austreten sollten. Und in der Tat wissen wir ja (s. Kapitel 12), dass eine Anzahl körpereigener Substanzen nachweislich denselben Gesetzen unterworfen sind wie die Farbstoffe, und z. B. für Zucker ist der noch nicht widerlegte Nachweis erbracht (Cushny), dass er in der Rinde in erkennbarer Menge auftritt, während die Marksubstanz stets ebenso wie der definitive Harn zuckerfrei bleibt, woraus man auf eine Ausscheidung und nachträgliche Rückresorption des Zuckers in den gewundenen Kanälchen geschlossen hat. Wir würden demnach die Rückresorption der Hauptstücke als einen lebenswichtigen Vorgang zu betrachten haben, der den Organismus vor dem Verluste dem Körper notwendiger Substanzen bewahrt.

Der ganze Vorgang der Harnabsonderung verliefe nach dieser Vorstellung folgendermassen: In den Glomeruli wird Wasser aus dem Blutserum abgepresst, das die in dem Serum gelöst enthaltenen Substanzen nach Massgabe ihrer Diffusibilität mit sich führt. Der so gebildete provisorische Harn fliesst in den Hauptstücken nach abwärts und wird ständig von den Zellen aufgesaugt; dabei werden die gelösten Stoffe wiederum nach Massgabe ihrer Diffusibilität verschiedene Schicksale erleiden: sehr diffusible Stoffe, die schon im provisorischen Harn in einer im Vergleich zum Blutserum hohen Konzentration enthalten sind, werden auch in grösserer Menge leicht durch die Hauptstückzellen durchdringen, ohne dass wesentliche Mengen in den Hauptstückzellen zurückgehalten werden; der Flüssigkeitsstrom führt sie dann wieder der Lymphe und dem

Blute zu. Schwer diffusible Stoffe dagegen werden schon den Eintritt in die Zellen schwerer finden, in der Zelle einmal angelangt, werden sie nun von dem engen Filter in der Stäbchenregion aufgehalten und an dieser Stelle gespeichert. Der Rest des provisorischen Harnes gelangt schliesslich in die Henleschen Schleifen und weiter in die Schaltstücke und Sammelröhren; hier werden die gelösten Substanzen offenbar nicht mehr aufgesaugt, die innere Zellmembran ist für sie nicht permeabel, es findet aber trotzdem eine intensive Aufsaugung statt, die aber dem provisorischen Harn nur Wasser entzieht und so zu der Eindickung des Harnes führt.

Die Niere wäre demnach in drei prinzipiell mit verschiedenen Aufgaben versehene Abschnitte einzuteilen: 1. den Glomerulusapparat, dem die wesentliche Absonderung allein zufällt, 2. die Hauptstücke, die für die Aufsaugung von Wasser und gelösten Substanzen in Betracht kommen und so als eine Spareinrichtung des Körpers anzusehen sind, 3. die übrigen Kanalabschnitte, die der Eindickung des Harnes obliegen, was sie durch Wasserresorption besorgen.

Über die Kräfte, die bei dieser Art von Mechanismus tätig sind, auch nur Vermutungen anzustellen, ist verfrüht. Sicherlich sind diese Kräfte nicht rein mechanischer Natur, so dass die ganze Nierenarbeit durch ein einfaches Rechenexempel auszudrücken wäre. Sicherlich haben wir bei den einzelnen Teilverrichtungen, die die Harnbereitung zusammensetzen, mit spezifischer Zellarbeit zu rechnen. Es ist hier z. B. von Interesse, an die Ansicht von Benda zu erinnern, der den Stäbchen Funktionen motorischer Art zusprechen wollte. Man könnte sich recht gut vorstellen, dass die Stäbchen bei der Aufsaugung des Flüssigkeitsstromes eine aktive motorische Arbeit verrichten. Doch soll das Gebiet der Hypothese nicht zu weit beschritten werden.

Inwieweit der von mir vermutete Weg des Transportes

der Substanzen bei der Harnbereitung wirklich den Tatsachen entspricht, müssen weitere experimentelle Untersuchungen lehren. Aussichtsreich scheint mir, den Nussbaumschen Versuch mit der genaueren Kenntnis des Farbstofftransportes zu wiederholen. Derartige Untersuchungen waren von mir beabsichtigt, mussten aber bis auf weitere Zeiten aufgegeben werden. Sicher ist durch die neueren Farbstoffuntersuchungen das eine geworden, dass die Niere, mag noch so viel spezifische Zellarbeit das Geschehen bei der Harnbereitung komplizieren, nicht die Schranke überschreiten kann, die die Gesetze der Filtration und Osmose ihr entgegenstellen.

## Zusammenfassung.

Aus den Untersuchungen hat sich ergeben, dass die Dispersität der Farbstoffe bei deren Transport durch die Nieren in mehrfacher Hinsicht von Bedeutung ist.

1. Nimmt die Ausscheidungsgeschwindigkeit der Farbstoffe mit ihrer Dispersität zu. Bei Farbstoffen, in denen mehrere Komponenten gemischt enthalten sind, entscheidet ihre Dispersität über die Geschwindigkeit ihres Durchtrittes durch die Niere.

2. Mit zunehmender Kolloidität wird die Farbstoffkonzentration des Urins geringer: hochkolloide Farbstoffe werden in ganz geringer, hochdiffusible Farbstoffe in sehr starker Konzentration eliminiert.

3. In der Niere wird bei vielen Farbstoffen im Rindengebiet eine allein den Hauptstücken angehörige granulär

angeordnete Färbung erzeugt. Diese Färbung fällt, bei Berücksichtigung der in jedem Fall in der Zeiteinheit durch die Niere strömenden Farbstoffmengen, um so stärker aus, je stärker kolloidale Eigenschaften der Farbstoff besitzt.

4. Die beobachtete Färbung der Hauptstücke besitzt ein Stadium der Zunahme, ein Maximum und ein Stadium der Abnahme.

5. Im Stadium der Zunahme tritt die Färbung bei fast allen Farbstoffen zuerst in der Nachbarschaft des Glomerulus auf, nimmt hier des weiteren an Intensität zu und breitet sich in den Hauptstücken in distaler Richtung aus.

6. Nur bei Pyrrholblau, Nigrosin und vielleicht auch bei Diamingrün B, also den Farbstoffen, die in jeder Hinsicht die Eigenschaften hochkolloidaler Körper besitzen, scheint die Speicherung anfangs in den mittleren Dritteln der Hauptstücke am stärksten zu sein.

7. Der Unterschied zwischen den unter 5 und 6 erwähnten Farbstoffen zeigt sich auch im Maximalstadium der Färbung. Die ersteren sind am dichtesten im proximalen Drittel der Hauptstücke angeordnet und zeigen von hier aus eine stetige Abnahme in distaler Richtung. Pyrrholblau usw. sind durch ihre gleichmässige starke Anordnung in dem grössten Abschnitt der Hauptstücke charakterisiert.

8. Die Entfärbung erfolgt im grössten Teil der Hauptstücke durch ein allmähliches Abblassen der Granula zuerst in den distalen, später auch in den mittleren Anteilen. In den proximalen Gebieten, wo meist eine sehr starke Farbstoffablagerung zu teilweiser Schädigung umschriebener Protoplasmateile führt, wird der Farbstoff am längsten zurückbehalten.

9. Die Zellen der proximalen Abschnitte entledigen sich der geschädigten Teile durch Abstossung derselben

in das Lumen, falls die Schädigung nicht zum völligen Untergang der Zelle führt.

10. Zunahme, Maximum und Abnahme der Färbung in der Niere gehen nicht mit den entsprechenden Stadien der Konzentrationskurve des Urins parallel. Vielmehr fällt das Zunahmestadium der Nierenfärbung zusammen mit dem Maximalstadium der Urinkonzentration. Nur die Abnahme der Färbung fällt auch mit der Abnahme der Urinkonzentration zusammen.

11. Die Färbung ist demnach nicht mit der Ausscheidung gleichbedeutend, sondern ist als das Resultat einer Speicherung zu betrachten.

12. Der Vergleich der Speicherungskurve mit der Urinausscheidung ergibt jedoch, dass die Speicherung zur Zeit der maximalen Farbstoffelimination am bedeutendsten ist.

13. Die Farbstoffe werden also gelöst ausgeschieden. Über den Ausscheidungsort sagen die histologischen Bilder direkt nichts aus.

14. Die Konzentration des Farbstoffstromes, der die speichernden Zellen der Hauptstücke durchsetzt, ist um so stärker, je diffusibler ein Farbstoff ist.

15. Bei sehr diffusiblen Stoffen ist der Farbstoffstrom fast so konzentriert wie der definitive Harn und das Blut, bei sehr kolloiden Stoffen bleibt die Konzentration des „provisorischen Urins" weit unter Harn- und Blutkonzentration zurück.

16. Die Hauptstückzellen funktionieren diesem Farbstoffstrom gegenüber ähnlich wie Dialysierschläuche: diffusible Stoffe werden leicht, kolloide Stoffe schwerer durchgelassen.

17. Ein Ausdruck dieser Permeabilität der Zellen ist die verschieden starke Speicherung von Farbstoffen verschiedener Dispersität.

18. Die Permeabilität der Hauptstückzellen nimmt vom Glomerulus aus in distaler Richtung zu.

19. Pyrrholblau, Diamingrün B und der grobdisperse Anteil in Nigrosin liegen dicht an der Permeabilitätsgrenze der Nierenzellen.

20. Die Farbstoffgranula sind nicht an die Stäbchen gebunden, sondern liegen in dem sog. supranukleären Protoplasma; sie zeigen charakteristische Verschiedenheiten in der Anordnung bei erweiterten und engen Kanälchen.

21. Die ersten Farbstoffgranula treten in der Bürstensaumgegend auf, beim Fortschreiten der Färbung rücken die Granula weiter in das Gebiet der Stäbchen vor.

22. Bei starker Farbstoffeinlagerung konfluieren viele Granula zu gröberen Massen.

23. An solchen Stellen treten in Altmannpräparaten Defekte auf, an denen bei manchen Farbstoffen noch die vital entstandene Färbung haftet, bei anderen, die während der Präparation zerstört werden, farblose Stellen erhalten bleiben.

24. Der Farbstoff ist in den Granulis gelöst in hoher, weit die in Wasser mögliche Konzentration überschreitender Dichte enthalten.

25. Im Gegensatz dazu finden sich bei Karmin, Bayrisch Blau, indigschwefelsaurem Natron Niederschläge im Lumen der Harnkanäle, die aus gefällten Farbstoffmassen bestehen. Diese Ausfällungen, weil vorwiegend im Gebiet der distalen Harnwege liegend, deuten auf eine Wasserrückresorption in diesen Teilen.

26. In den Zellen der Henleschen Schleifen, Schaltstücke und Sammelröhren wurden vital entstandene Zellfärbungen niemals beobachtet.

# Erklärung der Tafelabbildungen.

Figg. 1—13 sind Wiedergaben von Urinproben und Farbstofflösungen, die auf Fliesspapier aufgeträufelt wurden. Es ist der Farbton wiedergegeben, der bei durchfallendem Licht entsteht.

Fig. 1. Urin, 3 Std. nach Injektion von Diamingrün B.
Fig. 2. Dialysat von Diamingrün B, 250fach konzentriert.
Fig. 3. Urin, 2 Std. nach Injektion von Trypanblau.
Fig. 4. Urin, 15 Std. nach Injektion von Trypanblau.
Fig. 5. Urin, 44 Std. nach Injektion von Trypanblau.
Fig. 6. Originaltrypanblaulösung, 1 : 5 verdünnt.
Fig. 7. Originaltrypanblaulösung, 1 : 10 verdünnt.
Fig. 8. Urin, 7½ Std. nach Injektion von Nigrosin 1%.
Fig. 9. Urin, 30 Std. nach Injektion von Nigrosin 1%.
Fig. 10. Originalnigrosinlösung, 1 : 6 verdünnt.
Fig. 11. Urin, 1½ Std. nach Injektion von Palatinschwarz B.
Fig. 12. Urin, 6 Std. nach Injektion von Palatinschwarz B.
Fig. 13. Originalnigrosinlösung, 1 : 4 verdünnt.

Figg. 14—28 sind Wiedergaben von Autochromaufnahmen; die Aufnahmen wurden bei Gaslicht, unter Benutzung eines v. Hügelschen Farbfilters gemacht.

Figg. 14—21 sind Übersichtsbilder und sind von ca. 60 $\mu$ dicken Gefrierschnitten mit Winckelschen Mikroluminaren aufgenommen.

Fig. 14. Mäuseniere, 2½ Std. nach Injektion von Trypanblau. Starker Farbstoffgehalt im Blutserum, Speicherung in den Hauptstücken noch sehr schwach.

Fig. 15. Mäuseniere, Trypanblau, 24 Std. Die Rinde hat stark Farbstoff gespeichert, das Mark ist farblos.

Fig. 16. Mäuseniere, Trypanblau, 28 Std. Starke Speicherung in den Hauptstücken, am stärksten am Glomerulus, in distaler Richtung abnehmend.

Fig. 17. Mäuseniere, Trypanblau, 147 Std. Starke, klumpige Farbstoffeinlagerung in den glomerularen Teilen der Hauptstücke, geringe Färbung der übrigen Hauptstückteile.

Fig. 18. Mäuseniere, Lithionkarmin, 9 Std. In den Hauptstücken regelmässig angeordnete Speicherungsfärbung, im Mark in grosser Zahl intensiv dunkel gefärbte Cylinder.

Fig. 19. Mäuseniere, Lithionkarmin, 32 Std. Zunahme der Speicherung in den Hauptstücken, nur noch vereinzelte Farbstoffcylinder.

Fig. 20. Mäuseniere, Bayrisch Blau, 14 Std. Im Mark starke Cylinderbildung (tief violett), in der Rinde hellblau erscheinende Speicherung in den Hauptstücken.

Fig. 21. Mäuseniere, Pyrrholblau, 183 Std. In den Hauptstücken ist Farbstoff gespeichert, hier ist jedoch das glomerulare Ende der Hauptstücke nicht stärker beladen als die übrigen Anteile, gleichmässige Anordnung der Färbung.

Figg. 22—28. Autochromaufnahmen von mit Salzsäure isolierten Tubuli contorti, aufgenommen mit Leitz Apochr. 16 mm, Komp.-Oc. 4 bei Gaslicht.

Fig. 22. Trypanblau, 25 stündiger Versuch, vollständiges Hauptstück, langsam in distaler Richtung abklingende Färbung.

Fig. 23. Trypanblau, 51 stündiger Versuch, vollständiges Hauptstück. Maximalfärbung mit allmählich in distaler Richtung abnehmender Färbung.

Fig. 24. Trypanblau, 70 stündiger Versuch, vollständiges Hauptstück. Maximalfärbung überschritten. Proximal sehr starke Färbung, der distale Teil enthält keinen Farbstoff mehr. Übergang von gefärbtem zu ungefärbtem Teil schroffer als in Figg. 22 und 23.

Fig. 25. Trypanblau, 147 stündiger Versuch, vollständiges Hauptstück. Maximalfärbung überschritten. Proximal noch starke Färbung, der mittlere Teil sehr schwach, der distale gar nicht mehr gefärbt. Maximum der Färbung etwas unterhalb des Glomerulus.

Fig. 26. Bayrisch Blau, 11 stündiger Versuch, vollständiges Hauptstück (Glomerulus fehlt). Ganz allmähliche Abnahme der Färbung in distaler Richtung.

Fig. 27. Bayrisch Blau, 20 stündiger Versuch, Hauptstück nicht vollständig (etwa $^2/_3$), Maximalfärbung. Starke Beladung des proximalen Teiles, allmähliches Abklingen der Färbung in distaler Richtung.

Fig. 28. Bayrisch Blau, 77 stündiger Versuch, vollständiges Hauptstück, Maximalfärbung überschritten. Unregelmässige klumpige Farbstoffeinlagerung im proximalen Teil. Schroffer Übergang vom gefärbten Teil in den völlig farblosen mittleren und distalen Teil des Hauptstückes.

Figg. 29—45 sind Zeichnungen nach Gefrierschnitten, soweit nichts Besonderes vermerkt ist. Trotz der genauesten Beachtung der Granulaanordnung, war es nicht möglich, ihre Lagerung im einzelnen so wiederzugeben, wie sie bei der mikroskopischen Betrachtung erscheinen. Durch hellere und dunklere Schattierung der Granula wurde die Lagerung in der Schnittiefe wiedergegeben. Bei der unvermeidlichen Schnittdicke (meist 7,5 $\mu$) war die Darstellung der Granula nur mit grosser Sorgfalt zu erreichen. Dieser mühevollen Aufgabe unterzogen sich in dankenswertester Weise meine Schwester, Fräulein Hildegard v. M., und meine Frau (Figg. 31, 34, 35, 40—45).

Sämtliche Figuren sind mit dem Zeichenapparat entworfen, wobei auch eine genaue Darstellung der Lumengrenzen, Kerne und z. T. auch der Granula erstrebt wurde, und die Zeichnungen geben so ein völlig exaktes Bild der Präparate wieder. Zur Ergänzung der Bilder wurden die im Text beigegebenen Schemata entworfen, da die genaue Vorstellung von der Granulalagerung nur durch Kombination erfolgen konnte.

Fig. 29. Trypanblau, 2½ stündiger Versuch, Hauptstück, unmittelbar bei x an dem Glomerulus anschliessend. Zeiss Apochr. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 4, Vergr. 920 fach. y Reihenstellung der Granula, z Flächenbilder der Granulaanordnung.

Fig. 30. Trypanblau, 7½ stündiger Versuch, proximales Hauptstück. Zeiss Apochr. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 4, 920 fach vergrössert.

Fig. 31. Trypanblau, 55 stündiger Versuch, Glomerulus mit anschliessendem Hauptstück. Zeiss Apochr. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 4, Vergr. 920 fach, bei a stark granulierte Bindegewebszellen.

Fig. 32. Trypanblau, 25 stündiger Versuch, proximales Hauptstückende. Gruppenbildung der Granula. Zeiss Apochr. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 4, 920 fach vergrössert bei a, Keilstellung der Granulagruppen.

Fig. 33. Nigrosin, 17 stündiger Versuch. Altmannpräparat. Glomerulus mit Hauptstückanfang. Hellblaue Granula zwischen den Stäbchen. Zeiss Apochr. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 4, 920 fach vergrössert.

Fig. 34. Trypanblau, 24 stündiger Versuch. Altmannpräparat. Hellblaue Granula im Hauptstück (proximaler Teil). Zeiss Apochr. Imm. 2 mm, Komp.-Ocular 4, 920 fach vergrössert.

Fig. 35. Trypanblau, 28 stündiger Versuch. Flächenschnitt eines proximalen Hauptstückabschnittes. Gruppierte Anordnung der Granula bei a. Leitz Apochr. 4 mm, Komp.-Oc. 4, 470 fach vergrössert.

Fig. 36. Trypanblau, 28 stündiger Versuch. Querschnitte durch ein proximales Hauptstückende. Gruppenbildung der Granula. Zeiss Apochr. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 4, 920 fach vergrössert.

Fig. 37. Trypanblau, 147 stündiger Versuch. Glomerulus und benachbarte Hauptstückschlingen. Zeiss Apochr. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 4, 920 fach vergrössert. a Zusammengeballter Farbstoff im proximalen Hauptstückteil, b junge Granula im Kapselteil.

Fig. 38. Trypanblau, 97 stündiger Versuch, Altmannpräparat, proximaler Hauptstückteil. Zeiss Apochr. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 4, 920 fach vergrössert. a = grosse Farbstoffklumpen im Epithel.

Fig. 39. Lithionkarmin, 32 stündiger Versuch. Querschnitt durch den proximalen Teil eines Hauptstückes. Zeiss, Apochr. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 4, 920 fach vergrössert. Häufchenstellung der Granula.

Fig. 40. Lithionkarmin, 48 stündiger Versuch, proximaler Teil des Hauptstückes. Leitz Apochr. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 4, 970 fach vergrössert. Erweitertes Kanälchen, Reihenstellung der Granula, Beginn der Klumpung.

Fig. 41. Bayrisch Blau, 20stündiger Versuch, proximaler Teil des Hauptstückes. Zeiss Apochr. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 4, 920fach vergrössert. Zusammenklumpung der Granula.

Fig. 42. Bayrisch Blau, 20stündiger Versuch, Teil des proximalen Abschnittes eines Tubulus contortus. Leitz Apochr. Imm., 2 mm, Komp.-Oc. 4, 970fach vergrössert. Bei a = farblose Stellen im Protoplasma mit Detritus (Lücke, in der ausgelaugter Farbstoff gelagert hat).

Fig. 43. Bayrisch Blau, 20stündiger Versuch. Querschnitt durch Markkanälchen. Leitz Apochr. 4 mm, Komp.-Oc. 4, 470fach vergrössert. a = Farbstoffniederschläge im Lumen von breiten Schleifenschenkeln. b = dünner Schleifenschenkel. c = absterbende Zelle.

Fig. 44. Nigrosin, 146 Std. Teil eines Querschnittes durch ein Hauptstück. Zeiss Apochr. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 4, 920fach vergrössert. Regelmässige Lagerung der Farbstoffgranula im Gebiet zwischen Stäbchen und Bürstensaum.

Fig. 45. Pyrrholblau, 72 Std. Teil eines Längsschnittes durch ein Hauptstück. Zeiss Apochr. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 4, 920fach vergrössert.

# Literaturverzeichnis.


1. Arnold, J. (1875), Über die Kittsubstanz der Epithelien. Virch. Arch. Bd. 64. p. 203—243.
2. Derselbe (1876), Über die Kittsubstanz der Endothelien. Virch. Arch. Bd. 66.
3. Derselbe (1876), Beitrag zur Kenntnis der Saftbahnen. Virch. Arch. Bd. 68. p. 465—506.
4. Derselbe (1899), Über vitale und supravitale Granulafärbung der Nierenepithelien. Anat. Anz. Bd. 21. p. 417—425.
5. Derselbe (1902), Über Plasmosomen und Granula der Nierenepithelien. Virch. Arch. Bd. 169. p. 1—17.
6. Basler (1906), Über Ausscheidung und Resorption in der Niere. Pflüg. Arch. 112. p. 203—204.
7. Benda (1903), Die Mitochondrien der Nierenepithelien. Verh. d. anat. Gesellsch. Heidelberg 1903.
8. Bial (1890), Ein Beitrag zur Physiologie der Niere. Pflüg. Arch. Bd. 47. p. 116—125.
9. Biberfeld (1904), Beiträge zur Lehre von der Diurese X. Zur Kenntnis der Sekretionsstelle körperfremder Substanzen in der Niere. Pflüg. Arch. Bd. 105. p. 308.
10. Bouffard (1906), Injection des couleurs de benzidine aux animaux. Ann. de l'Inst. Pasteur.
11. Bouillot, J. (1887), Recherches histologiques et physiologiques sur le rein des Batraciens. Thèse de l'Ecole de Pharmacie, Paris, 68 pp.
12. Burrian, R. (1910), Funktion der Nierenglomeruli und Ultrafiltration. Pflüg. Arch. Bd. 136. p. 741.
13. Brugnatelli (1907), Recherches sur les phénomènes d'élimination par la voie rénale. Arch. ital. de Biologie. Vol. 48.
14. Cesa Bianchi, Experimentelle Untersuchungen über die Nierenzelle. Frankfurter Zeitschr. Pathol. Bd. 3. p. 461—486.
15. Champy, Ch. (1909), A propos des mitochondries des cellules glandulaires et des cellules rénales. Compt. rend. Soc. biol. Paris T. 66. p. 185 bis 186.

16. Chassin, Sara (1911), Neue Untersuchungen über die Ausscheidung von Farbstoffen durch die Niere vom Frosch. Diss. med. Berlin 1911.
17. Chrczonszczewsky (1864), Zur Anatomie der Niere. Virch. Arch. Bd. 31. p. 187.
18. Derselbe (1866), Zur Anat. und Physiologie der Leber. Virch. Arch. Bd. 35. p. 158.
19. Courmont, J. et André, Ch. (1905), Elimination de l'acide urique par le rein des vertébrés. Journ. d. Physiol. T. 7. p. 755 et 271.
20. Disse, J. (1893), Über die Veränderungen der Nierenepithelien bei der Sekretion. Anat. Anz. Bd. 2. p. 143—171.
21. Dreser (1885), Histochemisches zur Nierenphysiologie. Zeitschr. f. Biol. N. F. Bd. 3. p. 41.
22. Ehrlich, P. (1886), Zur biologischen Verwertung des Methylenblau. Biol. Zentralblatt. Bd. 7.
23. Filehne und Biberfeld (1905), Beiträge zur Lehre von der Diurese XI. Gibt es eine Filtration an tierischen Häuten? Pflüg. Arch. Bd. 111. p. 1.
24. Fischel, A. (1899), Über vitale Färbung von Echinodermeneiern während ihrer Entwickelung. Anat. Hefte 39.
25. Derselbe (1901), Untersuchungen über vitale Färbung. Anat. Hefte. Bd. 16.
26. Frey, E. (1906), Der Mechanismus der Koffeindiurese. Pflüg. Arch. Bd. 115. p. 175—203. Der Mechanismus der Phlorhizindiurese. p. 204—222. Der Mechanismus der Quecksilberdiurese. p. 223—247.
27. Glaevecke, L. (1883), Über die Ausscheidung und Verteilung des Eisens im tierischen Organismus nach Einspritzung von Eisensalzen. Diss. med. Kiel.
28. Goldmann, E. (1909), Die äussere und innere Sekretion des gesunden Organismus im Lichte der „vitalen" Färbung. Tübingen, Laupp.
29. Derselbe (1912), Neue Untersuchungen über die äussere und innere Sekretion im gesunden und kranken Organismus im Lichte der „vitalen" Färbung. Tübingen, Laupp.
30. Gross, W. (1900), Experimentelle Untersuchungen über die Zusammenhänge zwischen histologischen Veränderungen und Funktionsstörungen der Niere. Zieglers Beiträge. Bd. 51. N. 3. p. 528—576.
31. Grützner, P. (1881), Zur Physiologie der Harnsekretion. Pflüg. Arch. 24. p. 441.
32. Gurwitsch (1902), Zur Morphologie und Physiologie der Nierentätigkeit. Pflüg. Arch. 91. p. 71 ff.
33. Heidenhain, M. (1911), Plasma und Zelle II. v. Bardelebens Handbuch der Anatomie.
34. Heidenhain, R. (1874), Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Niere. Arch. mikr. Anat. Bd. 10.
35. Derselbe und Neisser (1879), Versuche über den Vorgang der Harnabsonderung. Pflüg. Arch. 9. p. 1—27.
36. Derselbe (1883), Absonderungsvorgänge. Handbuch der Physiologie von Hermann. Bd. 5. 1.

37. Hirsch, C. (1910), Experimentelle und anatomische Untersuchungen an der Nierenzelle. Verh. d. deutsch. Kongr. inner. Mediz. Wiesbaden 1910. p. 264—266. Anat. Hefte. Bd. 41. p. 131—172.

38. Höber und Königsberg (1905), Farbstoffausscheidung durch die Nieren. Pflüg. Arch. Bd. 108.

39. Höber, R. und Kempner, J. (1908), Beobachtungen über Farbstoffausscheidungen durch die Nieren. Biochem. Zeitschr. 11. 105.

40. Höber, R. (1909), Die Durchlässigkeit der Zellen für Farbstoffe. Biochem. Zeitschr. 20. p. 56—99.

41. Derselbe (1912), Die physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 3. Aufl.

42. Hoffmann und Langerhans (1869), Über den Verbleib des in die Zirkulation eingeführten Zinnobers. Virch. Arch. Bd. 48.

43. Huet (1873), Recherches sur l'Argyrie. Journ. de l'Anat. et de la Physiol.

44. Kolster, Rud., Mitochondria und Sekretion in den Tubuli contorti der Niere. Zieglers Beitr. Bd. 51. p. 209—226.

45. Küster, E. (1911), Über die Aufnahme von Anilinfarben in die lebenden Pflanzenzellen. Jahrb. wiss. Botan. Bd. 50. p. 261—288.

46. Landauer (1895), Über die Struktur des Nierenepithels. Anat. Anz. X. p. 645—653.

47. Lebedeff, S. K., Zur Kenntnis der feineren Veränderungen der Nieren bei der Hämoglobinausscheidung. Virch. Arch. Bd. 41. p. 883.

48. Lamy, Mayer et Rathery (1906), Modifications histologiques des tubes contournés au cours des éliminations provoquées. C. R. Soc. Biol. T. 58. I. p. 876.

49. Lindemann (1894), Über das Sekretionsvermögen des Nierenparenchyms nach Harnleiterunterbindung. Centralbl. f. pathol. Anat. Bd. 5. p. 471—473.

50. Liouville, H. (1868), Albuminurie argentine. Gaz. méd. de Paris 1868.

51. Litten, M. (1880), Über funktionelle Alteration der Nierengefässe und die dadurch bedingte Albuminurie. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1880. p. 161—166.

52. Marés, F. (1885), Beobachtungen über die Ausscheidung des indigschwefelsauren Natrons. Wien. Sitzber. 91. p. 257—270.

53. Mayer et Stodel (1905), Examens histologiques des reins, après injections dans le sang de metaux colloidaux. C. R. Soc. Biol. T. 57, 1. p. 712—714.

54. Meyer und Gottlieb (1910), Die experimentelle Pharmakologie. Berlin, Wien 1910.

55. Metzner (1907), Absonderung und Herausbeförderung des Harnes. Nagel, Handbuch Physiol. Bd. 2.

56. Miller, J. W. (1911), Über die Histologie der Nieren bei Hämoglobinurie auf Grund elektiver Hämoglobinfärbung. Centralbl. d. path. Anat. Bd. 22.

57. Michaelis, L. (1900), Die vitale Färbung, eine Darstellungsmethode der Zellgranula. Arch. mikr. Anat. Bd. 55.

58. Mislawsky, B. N. (1913), Plasmafibrillen und Chondriokonten in den Stäbchenepithelien der Niere. Arch. mikr. Anat. Bd. 83. p. 361—370.

59. Möllendorff, W. v. (1914), Vitalfärbung mit sauren Farbstoffen und ihre Abhängigkeit vom Lösungszustande der Farbstoffe. D. Med. Wochenschrift 1914. Nr. 41.
60. Derselbe (1913), Einiges über Trypanblau und seine Ausscheidung durch die Niere. Verh. Greifswalder Med. Ver. 1913. p. 87 (D. Med. Wochenschrift 1914. Nr. 11).
61. Nussbaum, M. (1877), Über die Sekretion der Niere. Pflüg. Arch. Bd. 16. p. 139—143.
62. Derselbe (1878), Fortgesetzte Untersuchungen über die Sekretion der Niere. Pflüg. Arch. Bd. 17. p. 580—593.
63. Overton (1900), Studien über die Aufnahme von Anilinfarben durch die lebende Zelle. Jahrb. d. wiss. Bot. Bd. 34. p. 669.
64. Peter, K. (1909), Untersuchungen über Bau und Entwickelung der Nieren. Fischer, Jena.
65 Pfeffer (1886), Über Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen; ein Beitrag zur Mechanik des Stoffaustausches. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen. Bd. 2. p. 179—332.
66. Policard, J. (1908), Le tube urinaire des mammifères. Revue générale d'Histologie. T. III.
67. Policard et Mawas (1909), Mitocondries et cils vibratils. C. R. Soc. Biol. I. p. 35—36.
68. Ponfick (1869), Studien über die Schicksale körniger Farbstoffe im Organismus. Virch. Arch. Bd. 48. p. 1.
69. Quincke, H. (1868), Über die Ausscheidung von Arzneistoffen durch die Schleimhaut. Arch. f. Physiol. p. 150.
70. Regaud et Policard (1902), Notes histologiques sur la sécrétion rénale du segment cilié du tube urinifère de la lamproie. Comptes rendus de la soc. de biologie. Année 54. p. 91, 129.
71. Regaud, Cl. (1909), La formation des grains de ségrégation dans les cellules des tubes contournés du rein (chez les ophidiens et les amphibiens. C. R. Soc. Biol. I. p. 1034—1036.
72. Ribbert, H. (1904), Die Abscheidung intravenös injizierten Karmins in den Geweben. Zeitschr. z. allgem. Physiol. Bd. 4.
73. Derselbe (1896), Die normale und pathologische Physiologie und Anatomie der Niere. Bibl. med. Kassel. Abt. C. H. 4.
74. Ruhland, W. (1908), Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. wiss. Botan. Bd. 46. p. 1—54.
75. Derselbe (1911), Studien über die Aufnahme von Kolloiden durch die pflanzliche Plasmahaut. Jahrb. wiss. Botan. Bd. 51. p. 376—431.
76. Sauer, H. (1895), Neue Untersuchungen über das Nierenepithel und sein Verhalten bei der Harnabsonderung. Arch. mikr. Anat. Bd. 46.
77. Schachowa, Seraphina (1876), Untersuchungen über die Niere. Diss. med. Bern.
78. Schlecht (1906), Experimentelle Untersuchungen über die Resorption und die Ausscheidung des Lithionkarmins unter physiologischen und pathologischen Bedingungen. Zieglers Beitr. Bd. 40.

79. Schmidt, A. (1889), Beiträge zur Physiologie der Nierenresektion. Inaug.-Dissert. Bonn.
80. Derselbe (1891), Zur Physiologie der Nieren. Über den Ort und den Vorgang der Karminabscheidung. Pflüg. Arch. Bd. 48. p. 34ff.
81. Schmidt, Jul. (1903), Über den Ausscheidungsort von Eiweiss in der Niere. Arch. f. experimentelle Path. Bd. 53.
82. Schulemann, W. (1911), Chemische Konstitution und Vitalfärbungsvermögen. Zeitschr. f. exp. Path. u. Ther. Bd. 11. p. 307—332.
83. Derselbe (1912), Vitalfärbung und Chemotherapie. Arch. f. Pharmazie. Bd. 250. p. 252—279.
84. Derselbe, (1912), Beiträge zur Vitalfärbung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 79.
85. Schulze, O. (1887), Die vitale Methylenblaureaktion der Zellgranula. Anat. Anz. Bd. 2.
86. Seelig (1894), Beitrag zur Lehre von der artefiziellen Albuminurie. Arch. exp. Path. u. Pharm. Bd. 34.
87. Sobieransky (1903), Weitere Beiträge zur Nierenfunktion und Wirkungsweise der Diuretica. Pflüg. Arch. Bd. 108.
88. Solger, B. (1885), Zur Kenntnis der Krokodilniere uud der Nierenfarbstoffe niederer Wirbeltiere. Zeitschr. wiss. Zool. 41. p. 605—615.
89. Suzuki, T. (1912), Zur Morphologie der Nierensekretion unter physiologischen und pathologischen Bedingungen. Jena, 244 Seiten.
90. Tribondeau et Bongrand (1903), Localisation de la sécrétion du sulfo-indigotate de soude dans les tubes intermediaires du rein, des serpents. C. R. Soc. d. Biol. Ann. 55. p. 102—104.
91. Tribondeau (1903), Sur la sécrétion de l'urate d'ammoniaque et du sulfo-indigotate de soude dans le rein des serpents. C. R. Soc. d. Biol. Ann. 55. p. 1130—1132.
92. Ulrich, K. (1912), Über Ausscheidungspigmentierung der Niere mit endogenen Farbstoffen. Frankf. Zeitschr. f. Path. Bd. 9.
93. Wittich, v. (1875), Physiologie der Nieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11.

Aus dem anatomischen Institut der Universität zu Kyoto.

# BEITRÄGE

## ZUR

# ENTWICKELUNGSGESCHICHTE UND MORPHOLOGIE DES GEHÖRKNÖCHELCHENS BEI DEN SCHLANGEN.[1])

VON

K. OKAJIMA,
KYOTO.

*Mit 5 Textfiguren und 6 Figuren auf den Tafeln 16/17.*

[1]) Bei der Redaktion schon im Frühling 1914 eingegangen. Die Drucklegung hat sich durch äussere Umstände verzögert.

# Inhaltsverzeichnis.

## I. Einleitung.

Über die interessante Tatsache, dass ein Gebilde des schallleitenden Apparates, das der Extracolumella von manchen Sauropsiden entspricht, bei den Ophidiern völlig fehlt, ist bisher eine Fülle von Arbeiten veröffentlicht, während wenige Autoren dagegen dessen Vorhandensein behaupten. Auch bezüglich der Bedeutung eines kleinen Knorpelstückes, das während der Entwickelung medial vom Quadratum vorkommt und nach Parker „Stylohyale" genannt wird, herrschen heutzutage noch Meinungsdifferenzen; nach der einen Ansicht soll es später verknöchern, im Gegensatz zur anderen, die es lebenslang für knorpelig hält und der Extracolumella homologisiert. Ferner kommt man über die Herkunft der Columella und des Stylohyale auch zu keinem übereinstimmenden Schluss; jene kann aus der Ohrkapsel oder dem Visceralbogen, dieses aus dem Quadratum oder der Columella abstammen.

Es ist leicht begreiflich, dass solche Meinungsverschiedenheiten hauptsächlich dadurch entstanden sind, dass die Autoren meist erwachsene Tiere und Embryonen nebeneinander haltend auf den Übergang zwischen beiden ihre Aufmerksamkeit weniger lenkten. Zur Lösung der strittigen interessanten Fragen möchte ich im folgenden durch eine Untersuchung beitragen, welche ich bei einer japanischen Giftschlange, Trigonocephalus japanicus, morphologisch und und embryologisch gewinnen konnte.

## II. Material und Methode.

Von den Embryonen des Trigonocephalus habe ich über zwanzig Stadien in Serien geschnitten, wovon jedoch nur fünf zu dieser Arbeit benützt wurden. Die Embryonen waren mit Formolalkohol, Kalibichromateisessig oder Sublimateisessig fixiert und dann in Alkohol aufbewahrt. Nach Paraffineinbettung wurden senkrechte Schnittserien des Kopfes und ganzen Körpers angefertigt. Stückfärbung durch alkoholische Boraxkarminlösung und Weigertsche Hämatoxylinlösung, welch letztere mit Nachfärbung von Orange kombiniert wurde, gab ausreichende Präparate. Die Schnittdicke beträgt 10—15 μ. Die Schnitte wurden mit 1%iger Gelatinelösung aufgeklebt. Was ferner die erwachsenen Exemplare angeht, so waren sie alle mit Kalibichromateisessig fixiert. Senkrechte 30 μ dicke Celloidinschnitte des Kopfes wurden mit Hämatoxylin(Hansen)-Eosin und -Orange G gefärbt. Ausserdem leistete die Untersuchung unter der Lupe vortrefflichen Dienst. Das wertvolle embryonale Material wurde mir von Herrn Prof. B. Suzuki freundlich zur Verfügung gestellt. Ich benütze die Gelegenheit, ihm meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

## III. Stadienbeschreibung.

### Stadium 1.

Der Embryo ist viermal zusammengerollt. Scheitelhöcker stark hervorragend. Die Augenlinse erscheint als weisser Punkt von einem schwarzen Ring umgeben. Fixation mit Formolalkohol. Färbung durch alkoholische Boraxkarminlösung. Die

Dicke der senkrechten Serienschnitte des Kopfes und ganzen Körpers beträgt 15 μ.

In diesem Stadium (Fig. 1) umfasst das häutige Labyrinth 70 Schnitte; also beträgt sein antero-posteriorer Durchmesser etwa 1,05 mm. Im ganzen ist das Wachstum des Labyrinths weit gediehen; der Utriculus, Sacculus, die Lagena und der Ductus endolymphaticus mit grossem Saccus endolymphaticus sind gut ausgebildet. Die drei Bogengänge sind schon abgeschnürt, nur hängt der laterale (l. B.) auf eine kurze Strecke durch einen dünnen Zellenstrang mit der Abschnürungsstelle des Labyrinthes zusammen. Auch bildet das Ganglion acustico-faciale eine wohlausgebildete ansehnliche Masse.



Textfigur 1.
Stadium 1. (Natürliche Grösse).

Was die Ohrkapsel anbetrifft, so umschliesst sie das häutige Labyrinth noch nicht von allen Seiten, sondern nur an seiner medialen unteren Wand des letzteren. An dem untersten Teil der medialen Wand und dem unteren medialen Teil des Labyrinthes kann man eine ausgedehnte Zellenanhäufung (O. k. B.) erkennen, welche eine fast kontinuierliche Schichte, Bildungsmasse, darstellt. Es tritt somit das Blastem am frühesten zwischen dem häutigen Labyrinth und der an der lateralen unteren Wand des letzteren schon gross gewordenen Vena jugularis (V. j.) auf. An der medialen Labyrinthwand erreicht das Blastem das Ganglion acustico-faciale (G. a. f.). Die mediale und untere Blastemplatte vereinigen sich endlich und gehen ohne Unterbrechung in die Parachordalplatte (Par.) über, welche sich in diesem Stadium beiderseits neben der Chorda dorsalis noch als knorpelig erweist.

Als die Anlage der Columella ist die Blastemmasse (Col. B.) anzusehen, welche, die Ohrkapsel fortsetzend, lateral von der noch sehr kurzen Pars basilaris (P. b.) liegt und gegen die mediale Wand der Vena jugularis (V. j.) hervorwächst. Sie scheint die mediale Venenwand etwas lateral vorzutreiben. Zwischen dem Ohrkapsel- und Columellablastem konnte eine Unterbrechung nicht festgestellt werden. Das Columellablastem besteht aus einer konzentrisch ringförmig angeordneten Zellengruppe, und es stehen die Zellen sehr viel dichter als bei den anderen Kapselblastemen. Somit ist es ohne weiteres zu schliessen, dass die Bildungsmasse für die Columella am frühsten zum Vorschein kommt. — Unterhalb der Vena jugularis, etwas lateral davon, befindet sich noch eine starke Bildungsmasse (Q. B.), welche nichts anderes ist, als die erste Anlage des Quadratum. Weiter nach unten trifft man wieder auf eine Blastemmasse (M. B.), die für den Unterkiefer. Diese berührt sich mit der des Quadratum, während die Columella und das Quadratum in vorliegendem Stadium noch keinen innigen Zusammenhang haben.

## Stadium 2.

Der Embryo ist dreimal zusammengerollt. Die Beschaffenheit des Scheitelhöckers und der Linse sind ebenso wie beim vorigen Stadium. Die Mundspalte ist stark eingeschnitten, wodurch der Unterkiefer besonders gut ausgeprägt erscheint. Auf der ganzen Körperoberfläche kann man eine Streifung kaum erkennen. Formolalkoholfixation, Färbung mit Weigerts Eisenhämatoxylin. Senkrechte Serienschnitte des Kopfes und ganzen Körpers in der Dicke von 15 μ (Fig. 2).

Der antero-posteriore Durchmesser des häutigen Labyrinthes beläuft sich auf 1,125 mm, indem das letztere 75 Schnitte umfasst. Alle Bestandteile des Labyrinthes (L.) sind viel besser

entwickelt als vorher. Der obere Bogengang ist durch ein langes und der hintere durch ein kurzes vorknorpeliges Septum semicirculare vom Vestibulum geschieden, während der laterale (l. B.) von ihm nur durch eine dünne Blastemschicht getrennt ist.

Sehr gut ausgebildet ist die Ohrkapsel (O. k.), die jetzt aus Blastem und Vorknorpel zusammengesetzt das häutige Labyrinth ringsum allseitig umschliesst. An ihrem Vorderteil geht sie medial-unten an zwei Stellen in die jetzt deutlich knorpelig gewordene Parachordalplatte (Par.) über. Die Ohrkapsel zeigt nur an folgenden Stellen Unterbrechungen: am kleinen Oberteil der medialen Wand, wo der Ductus endolymphaticus passiert; am hinteren grösseren Teil der Oberwand, wo sich der äusserst



Textfigur 2.
Stadium 2. (Natürliche Grösse.)

gross gewordene Saccus endolymphaticus ausbreitet; am medialen Wandteil für das Ganglion acustico-faciale. Der Nervus acusticus ist hier in seine zwei Hauptäste gesondert und diese treten durch zwei besondere Löcher der medialen Wand in die Ohrkapsel ein. Endlich besteht eine Lücke noch am Mittelteil der lateral-unteren Wand für die Columella.

Die letztere (Col.) ist in ihrer Ausbildung erheblich fortgeschritten und ruht in der Fenestra ovalis (F. o.), die jetzt von dem deutlichen Vorknorpel der Ohrkapsel begrenzt wird. Die Columella hat die Form eines Zapfens, dessen ziemlich verdickte Basis in der Fenestra steckt, während der cylindrische Körper einen mit der Konkavität medialwärts gerichteten Bogen beschreibt. Mehr oder minder abgerundet, berührt ihre Spitze den unteren Rand des Quadratum (Q.), welches in diesem Stadium eine ansehnliche Säule aufweisend auf Querschnitten

eine querliegende Ellipse darstellt und durch eine kernreiche Masse damit in Verbindung steht. Auch die Lücke zwischen dem Basisteil und der Fenestra wird durch die kernreiche Substanz ausgefüllt. Die Basis verwandelt sich zweifellos zur späteren Fussplatte. Zurzeit stellen diese Basis und der Körper (Stiel) miteinander vereinigt ein kontinuierliches, einheitliches Gebilde dar und es lassen sich keine weiteren Differenzierungen erkennen.

## Stadium 3.

Der Embryo ist etwa 2,5 mal zusammengerollt. Deutlich kann man auf seiner Bauchhaut quere, auf der anderen Körperoberfläche gekreuzte Streifungen wahrnehmen. Fixation mit Sublimateisessig, Färbung durch alkoholische Boraxkarmin-



Textfigur 3.
Stadium 3. Natürliche Grösse.)

lösung. Senkrechte Serie des Kopfes und ganzen Körpers. Schnittdicke beläuft sich auf 15 μ (Fig. 3).

Das häutige Labyrinth umfasst 102 Schnitte, es beträgt also sein antero-posteriorer Durchmesser 1,53 mm. Die Ohrkapsel (O. k.) ist viel grösser geworden als im vorhergehenden Stadium. Abgesehen vom kleinen hinteren Teil der Oberwand, dem Foramen endolymphaticum, den zwei Foramina acustica, der Fenestra ovalis und dem Foramen perilymphaticum erweist sich die Ohrkapsel als vorknorpelig oder knorpelig. Auch hat der äussere Bogengang hier erst ein kurzes vorknorpeliges Septum semicirculare erhalten. Die obere Kapselwand geht, eine eben angedeutete kleine Lücke aufweisend, medialwärts

direkt in die vorknorpelige Decke der Schädelhöhle über, welche erst beim vorliegenden Stadium zustande gekommen ist. Wie vorher, steht die vordere-untere Kapselwand an zwei Stellen mit der Parachordalplatte (Par.) im Zusammenhang. Man sieht jetzt noch lateral-oben vom lateralen Bogengang Deckknochenbildung des Squamosum.

Bezüglich der Columella (Col.) kann man leicht sehen, dass sie in allen Dimensionen stark vergrössert ist, obgleich die Form und die Biegung im ganzen ebenso sind, wie bisher. Sie wird von einem straffen kernreichen Perichondrium umhüllt.

In diesem Stadium tritt eine bemerkbare Erscheinung am Quadratbein (Q.) auf. Dasselbe erscheint auf der Schnittfläche als ein Zapfen und verbindet sich ventral mit dem Unterkiefer (M.). Zwischen der Medialfläche des hinteren oberen Quadratumteils und der Columellaspitze erkennt man ein rundliches Blastem (P. o.), aus dichtgedrängten Zellen bestehend. Verfolgt man dasselbe weiter lateral, dann setzt es sich endlich zum stumpfen, medial hervorragenden Fortsatz des Quadratum fort, während es von der Columella mehr oder minder abgetrennt ist und mit ihr keinen Zusammenhang aufweist. Ohne Zweifel ist dieses Blastem die erste Anlage des Parkerschen Stylohyale, welches in folgenden Stadien allmählich an Grösse und Deutlichkeit zunimmt.

## Stadium 4.

Der dreimal zusammengerollte Embryo zeigt fast dieselbe äussere Form wie im vorigen Stadium, obschon der Rumpf hier sehr dick geworden ist. Hautleisten auf der ganzen Körperoberfläche sind sehr deutlich und ziemlich ausgeprägt; die Grenzfurche zwischen dem Bauch und Rücken ist ebenfalls äusserst klar geworden. Fixation mit Kalibichromateisessig, Färbung durch alkoholische Boraxkarminlösung. Senkrechte Serienschnitte 15 $\mu$ dick (Fig. 4).

Das Labyrinth umfasst 126 Schnitte, also misst sein anteroposteriorer Durchmesser 1,89 mm. Der grösste Teil der Ohrkapsel (O. k.) ist knorpelig geworden. Vier Stellen entbehren noch der Kapsel, wennschon minimal. Das Squamosum ist mehr und mehr herangewachsen und stellt eine dünne, ziemlich lange Knochenplatte dar.

Die Columella (Col.) zeigt die gleiche Gestalt wie vorher. Ihre Dimensionen, und zwar besonders die Länge, haben sich sehr vergrössert; demzufolge sieht sie etwas schlanker aus. Das Quadratum (Q.) bildet eine sehr starke Knorpelsäule und steht mit dem Unterkiefer (M.) in Verbindung, der jetzt von einem



Textfigur 4.
Stadium 4. (Natürliche Grösse.)

dünnen Knochenring umgeben wird. Der Fortsatz (P. c.), der sich an der oberen medialen Quadratumfläche anheftet, ist viel deutlicher als vorher, und ist von der Columellaspitze durch eine kernreiche Substanz geschieden. Zwischen beiden erkennt man eine minimale Spalte. Es steht also dieser Fortsatz in innigerem Zusammenhang mit dem Quadratum als im vorigen Stadium und berührt nur die Columellaspitze, ohne einen näheren Zusammenhang mit ihr zu zeigen. Daraus erhellt, dass Möllers (6) Ansicht, nach der das fragliche Knorpelstück aus einer zur Columella gehörenden Substanz herzuleiten ist, nicht mit meinem Befund übereinstimmt, den ich von den geeignetsten Stadien 3 und 4 gewonnen habe. Ich möchte behaupten, dass der fragliche Fortsatz von Anfang an mit dem Quadratum innig zusammenhängt, mit anderen Worten, sich tatsächlich aus dem Quadratum differenziert hat.

## Stadium 5.

Dreimal zusammengerollt zeigt der Embryo keine grössere Veränderung der äusseren Form. Formolalkoholfixation, Boraxkarminfärbung. Senkrechte Schnitte haben eine Dicke von 15 μ (Fig. 5).

126 Schnitte umfassend besitzt das häutige Labyrinth einen antero-posterioren Durchmesser von 1,89 mm. Alle seine Bestandteile sind sehr gewachsen. Die erwähnten Lücken der Ohrkapsel (O. k.) sind bedeutend kleiner geworden; an der dem Saccus endolymphaticus gegenüberstehenden Stelle fehlt sie



Textfigur 5.
Stadium 5. (Natürliche Grösse.)

noch. Der Ductus perilymphaticus geht durch den jetzt gut begrenzten Canalis perilymphaticus in der unteren Medialwand der Ohrkapsel; dieser Kanal ist bis zur medialen Seite der Columellabasis verlängert.

Die Columella (Col.) behält ihre Zapfenform und ihre Spitze verbindet sich durch die kernreiche Masse, welche sehr viel dicker geworden ist, mit dem fraglichen Quadratumfortsatz (P. c.). Die zwischen beiden Gebilden befindliche Spalte hat sich etwas vergrössert, was diesen Fortsatz angeht, so unterscheidet sich sein Verhalten etwas von dem des vorigen Stadiums, indem er mit dem Quadratum (Q.) durch einen sehr schmal gewordenen Stiel verschmolzen ist. Auf senkrechten Schnitten des Kopfes zeigt der Fortsatz eine mit der Längsachse ventrodorsal stehende, das breite Ende nach oben gerichtete Eiform, während die

Columella eine horizontal liegende Ellipse bildet. Auf den einen Schnitten kann man wahrnehmen, dass der Spitzenteil der Columella in einer Bucht, welche zwischen dem Quadratumkörper und dem Fortsatz zustande kommt, liegt; die Columella nimmt ihre Lage stets ventral vom letzteren ein.

An den Schnittserien von einigen weiter herangewachsenen Exemplaren, die ich bei der Hand habe, bleiben die Befunde die gleichen wie im vorhergehenden Stadium. Ich gehe deshalb nicht näher darauf ein und wende mich zur Schilderung der ausgewachsenen Tiere

## Ausgewachsene Tiere.

Ich habe ein reichliches Material ausgewachsener Exemplare mit blossem Auge und unter der Lupe untersucht; alle Tiere waren mit Kalibichromateisessig fixiert und in Alkohol aufbewahrt. Ausserdem untersuchte ich noch senkrechte Celloidinserien (Fig. 6) des Kopfes, die ebenfalls mit Kalibichromateisessig fixiert waren. Als Färbemittel fand Hämatoxylin(Hansen)-Eosin und -Orange G. Anwendung.

Entfernt man Haut und Muskeln auf der Ohrgegend von oben, dann sieht man unter dem Quadratum, welches zur Körperlängsachse hinten lateral steht, einen dünnen Knochenstachel, die Columella, welche, auch hinten lateral hervorragend, einen viel schärferen Winkel mit der Körperlängsachse begrenzt, als das Quadratum. Die Fussplatte liegt in der querovalen Fenestra ovalis auf der lateralen unteren Ohrkapsel und ist durch straffes Bindegewebe mit dieser fest verbunden, so dass es schwer ist, sie aus ihr zu entfernen. Der Columellaschaft besitzt eine Dicke von 0,2 mm, welche jedoch je nach den gemessenen Stellen bedeutenden Schwankungen unterworfen ist, eine Länge von 5 mm hat und am lateralen Drittel aus Knorpel besteht. Sie artikuliert an der Grenze des knöchernen und knorpeligen

Teiles, aber mehr auf den Knochenteil verschoben, mit dem knöchernen Fortsatz des Quadratum; das Gelenk ist von einer bindegewebigen Kapsel umschlossen. Bewegt man das Quadratum, also auch den Kieferapparat, so gleiten die beiden sehr leicht hin und her; die Verbindung ist hier äusserst lose.

Im folgenden möchte ich die mikroskopischen Befunde besprechen (Fig. 6). Der in der Fenestra steckende grösste Teil der Fussplatte ist solid und auf Vertikalschnitten sind ihre beiden, oberen und unteren, Enden mehr oder minder nach medial, d. h. labyrinthwärts hakenförmig gebogen. Wie eben angegeben, ist das Herausziehen der Fussplatte aus der Fenestra schwierig; dies beruht darauf, dass nicht nur die Platte viel grösser ist als die Fenestra selbst, sondern dass auch beide durch straffe Bindegewebsmasse verbunden sind. Die Fussplatte enthält stellenweise etwas Knorpelsubstanz, wie dies auch bei der Ohrkapsel der Fall ist. In der Mitte der Fussplatte, wo lateral der Stiel ausgeht, enthält sie grosse Markräume, welche sich direkt in die des Stieles fortsetzen. Der Stiel trägt eine dicke Periostschicht; er ist erst solid, und die Markhöhle ist sehr klein; sie beläuft sich nur auf ein Fünftel der Stieldicke, peripher wird es nach und nach locker, d. h. die Markräume nehmen an Mächtigkeit sehr zu (Col.); an dem Gelenkteil der Columella mit dem Quadratum umschliesst die kompakte Substanz als ein dünner Ring den enorm gross gewordenen Markraum. Der letztere hört an der Übergangsstelle des Knorpels in den Knochen plötzlich auf. Der knorpelige Teil ist hyalin, führt grosse Knorpelzellen und ist von einem starken Perichondrium umhüllt; er endigt mehr oder minder abgestumpft.

Auf das Gelenk zwischen der Columella (Col.) und den fraglichen Quadratumfortsatz (P. c.) ist besonders aufmerksam zu machen. Der fragliche Fortsatz entspringt mit einem schmalen Stiel von der unteren medialen Quadratumfläche und trägt eine flache, wie abgeschnittene Gelenkfläche, welche mit dickem

Gelenkknorpel (G. kn.) bekleidet ist. Die der Columella ist jedoch gewölbt und nicht so gut ausgebildet wie die erstere; man kann auf ihr nur die Andeutung eines Gelenkknorpels wahrnehmen. Die beiden Flächen sind einander also nicht vollständig angepasst, sondern es sind zwischen beiden unregelmässige Räume vorhanden, welche auf der Schnittfläche dreieckig aussehen. Sie sind von Fortsätzen erfüllt, welche von der beide Knochen umgebenden starken Gelenkkapsel ausgehen (Mm.); sie sind aus homogener Grundsubstanz und rundlichen oder ellipsoiden Kernen zusammengesetzt. Die Fortsätze sind offenbar den Menisci anderer Gelenke homolog, woraus man den Schluss ziehen kann, dass dieses Gelenk ein echtes ist.

An verschiedenen Schnittpräparaten kann man leicht sehen, dass die Gelenkflächen vielfach verschoben liegen, woraus hervorgeht, dass man dem Gelenk und damit der Columella verhältnismässig freie Bewegungen zuzuschreiben hat, wenngleich die Fussplatte sehr fest an der Fenestra festgehalten ist. Ich erinnere hierbei an die alte Beschreibung von Hasse (4): „Die äussere kürzere knorpelige Abteilung ist durch sehr lockere Bandmasse mit einem Höcker an der Hinterseite des Quadratum verbunden, die ziemlich ausgiebige Verschiebungen des Suspensorium an der Columella gestattet. Der knorpelige äussere Teil, der nur ein Drittel des gesamten Gehörknöchelchens einnimmt, ist ein zarter Cylinder, der bei den Bewegungen des Quadratum sehr leicht gebogen wird, ohne dass in gleicher Weise die knöcherne Abteilung der Columella daran teilnimmt.“

## IV. Vergleichung und Zusammenfassung.

Ich behandle die Vergleichung der bisherigen Resultate mit meinen Befunden in zwei Abteilungen.

### 1. Herkunft der Columella.

Nach Rathke (10) entwickelt sich das gesamte Gehörknöchelchen von Coluber natrix, Stapes oder Operculum und Columella als ein einheitliches Gebilde aus dem obersten Teil der zweiten Schlundschiene oder des Hyoidbogens und es hängt dieser Bogen in früheren Stadien mit der Belegmasse des Kopfstückes der Chorda zusammen. Die von Parker (9) bei Tropidonotus natrix gewonnenen Befunde lauten etwa folgendermassen. Die stapediale Platte oder das Operculum anderer Autoren entwickelt sich aus dem Häutchen, das quer über das ovale Fenster gespannt ist, während der übrige Teil, der Stiel oder Columella im engeren Sinne, von dem obersten Teil des Zungenbeinbogens seinen Ursprung nimmt. Diese Teile verknorpeln jedoch kontinuierlich. Also erachtet dieser Autor eine dualistische Herkunft der Columella für richtig. Auch Hoffmann (5) betont den doppelten Ursprung bei den Reptilien, besonders bei den Sauriern. Nach ihm gibt in der Gegend der Cochlea das knorpelige und knöcherne Labyrinth, noch bevor es irgend eine Spur von Knorpelbildung zeigt, distalwärts einen Fortsatz ab, welcher die Anlage desjenigen Teiles des Stapes bildet, den er als Otostapes bezeichnet hat. Gleichzeitig sendet der Zungenbeinbogen proximalwärts ebenfalls einen Fortsatz ab, der dem soeben genannten entgegen und mit ihm verwächst, aber so, dass die Grenzen beider Stücke auch in den späteren Entwickelungsstadien noch deutlich zu sehen sind. Letzt-

genanntes Stück bildet nun den anderen, aber viel kleineren Teil des Gehörknöchelchens, den der Autor Hyostapes genannt hat. Aber neuerdings stellte Möller (6) an der Kreuzotter und der Ringelnatter eine ausführliche Untersuchung an und veröffentlichte die neue, bisher nicht geäusserte Ansicht, dass das ganze Gehörknöchelchen in allen von ihm untersuchten Stadien ein einheitliches Gebilde bildet. — Er betrachtete die Columella nur als einen bei der geweblichen Differenzierung abgelösten Teil der Labyrinthkapsel.

Wenn man die zitierten Befunde der verschiedenen Autoren überblickt, dann lässt sich folgendes sagen. Bezüglich der Herkunft der Ophidiercolumella herrschen heute noch verschiedene Meinungen, wie dies auch bei anderen Tierklassen und Reptilienordnungen der Fall ist. Die eine leitet alle, Stapes und Columella, nach Rathke aus dem zweiten Visceralbogen her, während Parker die doppelte Herkunft, und zwar Stapes aus Ohrkapsel, Stiel aus Hyoidbogen, behauptet; nach Möller jedoch stammen die beiden ganz aus der Ohrkapsel ab.

Am Trigonocephalus japonicus kommt das Blastem der Columella schon bei Stadium 1 als eine rundliche Zellengruppe zum Vorschein (Fig. 1, Col. B.), während die Anlage der Ohrkapsel (O. k. B.) hier noch sehr jung ist. Beide hängen jedoch stets miteinander kontinuierlich zusammen und es ist keine Unterbrechung wahrzunehmen. Im nächstfolgenden Stadium (Fig. 2) ist die Columella (Col.) gut entwickelt, zapfenförmig, und trägt eine verdickte Basis. Diese bildet sich später zur Fussplatte aus und ist auch von dem schmalen Stielteil nicht geschieden. Diese Tatsache wird auch bei vielen folgenden Stadien beobachtet. Ich kann deshalb mit voller Sicherheit aussprechen, dass die Columella, Stapes und Stiel von Anfang an ein einheitliches Gebilde darstellen und aus der Ohrkapsel herzuleiten sind, wie dies Möller für die Kreuzotter und Ringelnatter mit Recht ausgesprochen hat.

Eine derartige Herkunft des schalleitenden Apparates wurde auch bei den Urodelen vielfach festgestellt, wie z. B. ich (8) bei Hynobius sehen konnte. Auch neuerdings hat Noack (7) dem bisher verschieden angesehenen Gehörknöchelchen der Schildkröte (Emys europaea), welches verhältnismässig einfach aus einem medialen knöchernen Teil und einer lateralen knorpeligen Endscheibe besteht, die labyrinthäre Herkunft der beiden Teile zugeschrieben. Es scheint mir also richtig zu sein, wenn man die Stapedialplatte + der Stiel (der knöcherne und knorpelige Teil) von Urodelen, Ophidiern und Emys europaea (Noack) miteinander homologisiert.

## 2. Stylohyalen- und Extracolumellafrage.

Hasse (4) beschreibt, dass die äussere, kürzere, knorpelige Abteilung der Columella durch eine sehr lockere Bandmasse mit einem Höcker an der Hinterseite des Quadratum verbunden ist, die ziemlich ausgiebige Verschiebung des Suspensorium an der Columella gestattet. Nach Parker (9) soll der kleine Abschnitt, das nierenförmige Knorpelstück, des Zungenbeinbogens sich als Stylohyale an die Innenseite des Quadratum anlegen und dort verknöchern. Gadow (2) bezeichnet bei Pelophilus madagascariensis und Crotalus durissus als Columella nur den knöchernen Abschnitt, während er den knorpeligen, der am Quadratum artikuliert, als Extracolumella auffasst. Er ist der Ansicht, dass das, was Parker im knorpeligen Zustand als Stylohyale bezeichnet, tatsächlich die zeitlebens knorpelig bleibende Extracolumella sei. Möller (6) sieht aber, dass das eiförmige Stylohyale seinen Ursprung vom hinteren Ende und lateralen Rande der Columella ableitet, sich hart an die mediale Seite des Quadratum anlegt und im knorpeligen Zustand mit diesem verschmilzt, während es dagegen von dem Columellastiel durch eine feine Spalte getrennt ist.

Er fügt dabei noch zu: „Es ist bemerkenswert, dass Hasse das Vorkommen eines sogenannten Stylohyale nicht erwähnt. Er spricht von einem Höcker an der Hinterseite des Quadratum, welcher mit der äusseren, knorpeligen Abteilung der Columella durch sehr lockere Bandmasse verbunden ist. Dieser Höcker entspricht wahrscheinlich dem mit dem Quadratum verschmolzenen Stylohyale. Nach meinen Beobachtungen ist das Stylohyale durch ein Gelenk mit dem Columellastiel verbunden."

Aus dem eben Referierten geht hervor, dass in der Extracolumellafrage der Schlangen noch manches zu beantworten bleibt. Hasse hat einen Höcker des Quadratum erörtert, der sich mit der Columella verbindet. Parker sieht einen kleinen Teil des Zungenbeinbogens, der medial vom Quadratum liegt und später verknöchert; er hält es für homolog mit dem Stylohyale (Ceratohyale) der anderen Tiere und nennt es so. Den knorpeligen Teil des Gehörknöchelchens einer Schlange, der mit dem Quadratum artikuliert, hält Gadow für die Extracolumella; nach diesem Autor ist das Stylohyale Parkers die lebenslang knorpelig bleibende Extracolumella. Möller erkannte auch das Stylohyale an, das sich jedoch von der Columella differenziert, später mit dem Quadratum verwächst und dem Höcker des Quadratum von Hasse entspricht.

Erst beim dritten Stadium (Fig. 3) des Trigonocephalusembryo tritt ein kleines Blastem (P. c.) zwischen der oberen Medialfläche des Quadratum (Q.) und der Spitze der Columella (Col.) auf. Im vierten und fünften Stadium (Fig. 4 u. 5) nimmt es an Grösse sehr zu und steht als ein Knorpelfortsatz mit der Columellaspitze in Verbindung, was beim ausgewachsenen Tiere mittels eines vollständigen Gelenkes geschieht. Wenn ich schon zwischen meinem fünften Stadium und dem ausgewachsenen Zustande kein Übergangsstadium bei der Hand habe, so bin ich doch davon überzeugt, dass die Spalte zwischen dem Quadratumfortsatz und der Columellaspitze des fünften Stadiums

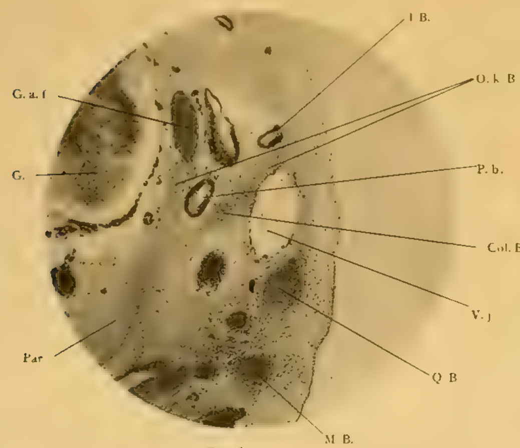


Fig. 1.

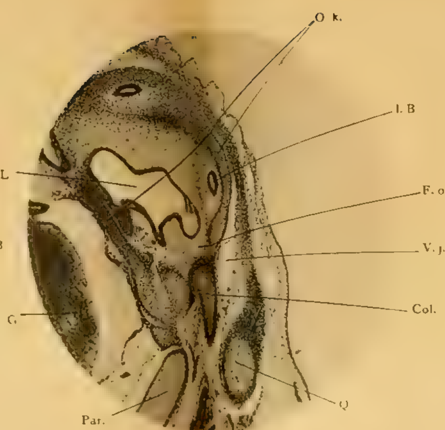


Fig 2

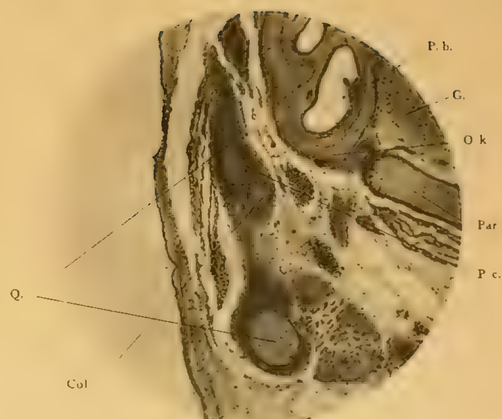


Fig. 3.

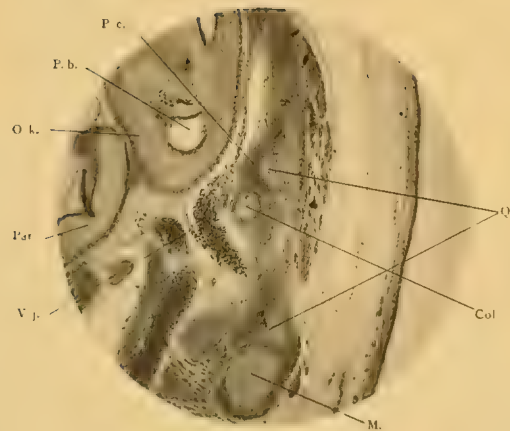


Fig. 4.

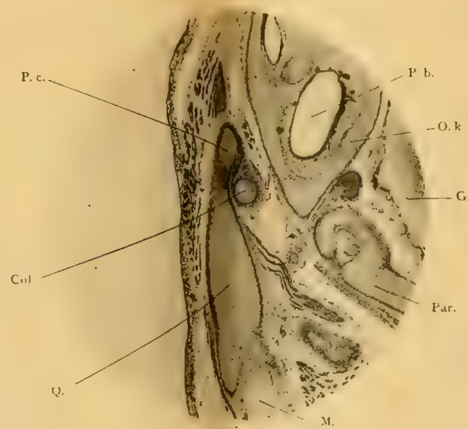


Fig 5.

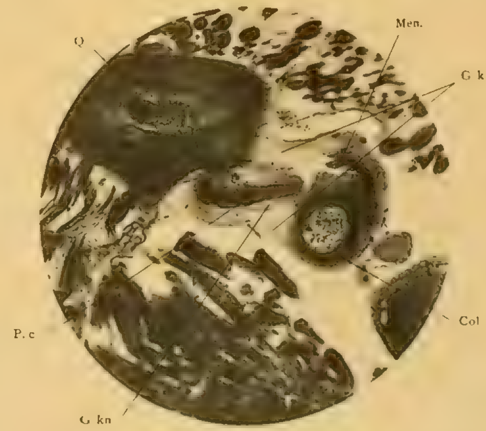


Fig. 6.

OKAJIMA phot.

LICHTDRUCK v. ALBERT FRISCH - BERLIN W

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden

direkt in die Gelenkbildung des erwachsenen übergeht. Ich konnte bei keinem der von mir untersuchten Stadien zwischen jenen beiden Gebilden ein eingeschaltetes Stück, das der Extracolumella der anderen Reptilienordnungen homolog ist, konstatieren, abgesehen von jenem Fortsatz am Quadratum; und es ist somit kein Zweifel, dass die laterale Abteilung des knorpeligen Columellastiels der Embryonalstadien das ganze Leben hindurch stets knorpelig bleibt. Daraus möchte ich schliessen, dass bei Trigonocephalus ontogenetisch und morphologisch das einer eigentlichen Extracolumella entsprechende Gebilde völlig fehlt.

Ein Fortsatz (Fig. 3—5, P. c.) der medialen Quadratumfläche, der bei Trigonocephalus erst vom dritten Stadium an vorkommt, kann ich ohne Zögern dem Stylohyale von Parker homologisieren. Gadow ist der Meinung, wie schon hervorgehoben, dass dieses Stylohyale lebenslang knorpelig bleibend die Extracolumella darstellt. Jedoch kann man leicht verstehen, wenn man Stadien 3, 4, 5 und den ausgewachsenen Zustand meines Tieres miteinander vergleicht, dass es nichts anderes ist, als ein später verknöchernder Quadratumfortsatz, wie Parker mit Recht sagt. Ein wichtiger Unterschied zwischen Parkers und meiner Auffassung aber besteht darin, dass Parker es aus dem Zungenbeinbogen herleitet, während ich es für zum Quadratum gehörig halte. Nach Möller, der auch das Stylohyale anerkennt und es dem Quadratumhöcker von Hasse entsprechen lässt, stammt es zuerst aus der Columella ab und verwächst später mit dem Quadratum. Dieser Ansicht von Möller kann ich nicht beipflichten, indem das fragliche Blastem bei Trigonocephalus erst im dritten Stadium auftretend bald mit dem Quadratum verbunden ist, während es von der Columella stets viel deutlicher geschieden wird, was beim nächstfolgenden Stadium noch klarer zu sehen ist. Damit sage ich, dass das fraglich Gebilde (Stylohyale)

aus dem Quadratum abstammend stets mit ihm in innigem Zusammenhang steht, und genetisch nichts anderes ist, als ein Fortsatz des Quadratum.

Bezüglich der Verbindung dieses fraglichen Fortsatzes (P. c.) mit der Columella (Col.) erkennen Gadow und Möller eine Gelenkbildung an. Ich sehe auch beim ausgewachsenen Zustand (Figur 6) ein vollständig ausgebildetes Gelenk mit straffer Gelenkkapsel (G. k.), dem Gelenkknorpel (G. kn.) und den gut ausgeprägten Menisci (Men.). Eine solche Gelenkbildung des Quadratum und der Columella ist nach F. und P. Sarasin (11), Cope (1) u. a. auch bei Apoden (Ichthyophis, Dermophis) zu konstatieren. Hier bei Trigonocephalus scheint sie viel vollkommener zu sein als bei Apoden. Letztere Autoren nannten den Fortsatz des Quadratum „Processus oticus“. Ich wähle auch bei Trigonocephalus diesen Namen oder noch besser „Processus columellaris quadrati“.

## V. Hauptresultate.

1. Der Stapes (Columella), die Fussplatte und der Stiel stellt ab ovo usque ad mala ein einheitliches Gebilde dar.

2. Die beiden lassen sich aus der Ohrkapsel ableiten.

3. Bei Trigonocephalus fehlt ontogenetisch und morphologisch die eigentliche Extracolumella völlig.

4. Das Stylohyale von Parker ist wesentlich ein Fortsatz des Quadratum, es stammt sehr früh aus dem Quadratum her und verknöchert später.

5. Dieser Fortsatz steht mit der Columella stets durch ein wirkliches Gelenk in Verbindung.

6. Ich belege diesen Fortsatz mit dem Namen: Processus columellaris quadrati, oder wie bei Apoden mit dem Namen Processus oticus quadrati.

Kyoto, Januar 1914.

## Literaturverzeichnis.

1. Cope, E. D., On the relation of the hyoid and otic elements of the skeleton in the Batrachia. Journ. of Morph. Vol. 2. 1888.
2. Gadow, H., On the modifications of the first and second visceral arches etc. Philos. Trans. of the Roy. Soc. London. Vol. 179. 1888—1889.
3. Gaupp, E., Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. Ergeb. d. Anat. u. Entw. Bd. 8. 1898.
4. Hasse, C., Die Morphologie des Gehörorgans von Coluber natrix. Anat. Stud. Bd. 1. 1873.
5. Hoffmann, C. K., Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 6. Abt. 3 C. Leipzig 1890.
6. Möller, W., Zur Kenntnis der Entwickelung des Gehörknöchelchens bei der Kreuzotter und der Ringelnatter nebst Bemerkungen zur Neurologie dieser Schlangen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 65. 1905.
7. Noack, Über die Entwickelung des Mittelohres von Emys europaea nebst Bemerkungen zur Neurologie der Schildkröte. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69. 1907.
8. Okajima, K., Die Entwickelung des Gehörorgans von Hynobius. Anat. Hefte. Bd. 45. 1911.
9. Parker, W. K., On the structure and development of the skull in the common snake (Tropidonotus natrix). Philos. Trans. of the Roy. Soc. London. Vol. 169. 1878.
10. Rathke, H., Entwickelungsgeschichte der Natter (Coluber natrix). Königsberg 1839.
11. Sarasin, P. u. F., Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—86. Bd. 2. Wiesbaden 1890.

# Figurenerklärung.

## Tafel 16/17.

Leitz Achromat 3, Ocular I, Balglänge 27 cm.

Fig. 1. Frontaler Schnitt durch die Ohrgegend, Stadium 1.
Fig. 2. Frontaler Schnitt durch die Ohrgegend, Stadium 2.
Fig. 3. Frontaler Schnitt durch die Ohrgegend, Stadium 3.
Fig. 4. Frontaler Schnitt durch die Ohrgegend, Stadium 4.
Fig. 5. Frontaler Schnitt durch die Ohrgegend, Stadium 5.
Fig. 6. Frontaler Schnitt durch die Ohrgegend, ausgewachsenes Tier.

| | |
|---|---|
| Col. | Columella. |
| Col. B. | Blastem für die Columella. |
| F. o. | Fenestra ovalis. |
| G. | Gehirn. |
| C. a. f. | Ganglion acusticofaciale. |
| G. k. | Gelenkkapsel. |
| G. kn. | Gelenkknorpel. |
| L. | häutiges Labyrinth. |
| l. B. | lateraler Bogengang. |
| M. | Unterkiefer. |
| M. B. | Blastem für den Unterkiefer. |
| Men. | Meniscus. |
| O. k. | Ohrkapsel. |
| O. k. B. | Blastem für die Ohrkapsel. |
| Par. | Parachordalplatte. |
| P. b. | Pars basilaris. |
| P. c. | Processus columellaris des Quadratum. |
| Q. | Quadratum. |
| Q. B. | Blastem für das Quadratum. |
| V. j. | Vena jugularis. |

Aus dem anatomischen Institut der grossherzoglichen Landesuniversität Rostock.
Direktor Geh. Medizinalrat Prof. Dr. D. Barfurth.

# ZUR KENNTNIS VON DER SPEICHELDRÜSEN-ENTWICKELUNG DER MAUS.

## I.

## GLANDULA SUBMAXILLARIS.

VON

HANS MORAL.

*Mit 32 Figuren im Text.*

Herrn Geheimrat Prof. Dr. Dietrich Barfurth

sind diese Zeilen

als ein Zeichen der Dankbarkeit und Verehrung

gewidmet.

# Inhaltsverzeichnis.

Vorbemerkung. Die Untersuchung von Kallius[1]) über die Entwickelung der Zunge enthält eine kurze Bemerkung über die Befunde an den Mundspeicheldrüsen, wie sie sich aus seinen Präparaten ergab. Diese Mitteilung von Kallius veranlasste mich dann, der Entwickelung der Speicheldrüsen näher zu treten, und ich habe teils an dem Materiale von Kallius selbst, teils an eigenen Präparaten vor einiger Zeit über die ersten Entwickelungsstadien der Submaxillaris und Parotis berichtet[2]). Es konnte damals festgestellt werden, dass das Prinzip, nach dem die beiden Drüsen sich aufbauen, das nämliche ist, dass jedoch der einheitliche Bauplan, den jeweiligen Verhältnissen entsprechend, modifiziert werden musste. Das gilt nicht nur für die Drüsen als Ganzes, so dass also der Entwickelungsgang der Parotis ein anderer ist, als der der Submaxillaris, auch die einzelnen Teile desselben Organes verhalten sich verschieden, so fand sich z. B., dass der eine Teil der Submaxillaris, der in Frontalschnitten über dem Ausführungsgang gelegen war, immer den anderen Teilen, die unterhalb lagen, in der Entwickelung bedeutend voraus war. Die Gründe für diese Erscheinung liessen sich nicht immer feststellen, vielfach musste dem mechanischen

[1]) cf. Nr. 26.
[2]) cf. Nr. 42, 43.

Verhalten als dem einzig greifbaren eine ziemlich weitgehende Bedeutung eingeräumt werden. Die Unsicherheit in der Erklärung der einzelnen Phänomene und der Wunsch festzustellen, ob das Prinzip der Speicheldrüsenentwickelung bei anderen Tiergruppen anders oder gleichartig ist, liess schon damals den Gedanken aufkommen, die Verhältnisse bei anderen Tieren mit anderer Ernährungsweise, z. B. bei der Maus, zu untersuchen.

Die ersten Mitteilungen erstreckten sich auf das Schwein, ganz besonders auch aus dem Grunde, weil das nötige Material von diesem Tiere ja leicht zu beschaffen ist. Schwein und Maus sind voneinander verschiedene Tiere, und da bei ihnen die Ernährungsweise eine ganz ungleiche ist und der gesamte Kauapparat der Maus in einer von dem Schwein abweichenden Art funktioniert, so schien es mir eine interessante und dankbare Aufgabe, zu untersuchen, ob das Prinzip der Speicheldrüsenentwickelung gleich oder verschieden sein wird. Freilich muss man auf Differenzen vorbereitet sein, doch ist deshalb noch nicht gesagt, dass prinzipiell verschiedene Verhältnisse vorliegen, es sei nur an Submaxillaris und Parotis des Schweines erinnert, wo das allgemeine Prinzip verändert, aber als solches dennoch erkannt werden kann. Hier finden wir individuelle Verschiedenheiten in der Art des Aufbaues der Drüsenschläuche, im Verhalten des Bindegewebes, im Auftreten der Schleimzellen usw. Es ist oft schwer, unter diesen Modifikationen und Abweichungen für den Einzelfall das allgemeine Gesetz zu finden; aus diesem Grunde ist die einfache objektive Beschreibung demnach die erste Stufe zur Erkenntnis.

Es soll im Folgenden unternommen werden, das zu beschreiben, was an den Speicheldrüsen der einzelnen Entwickelungsstadien bei der Maus gesehen werden konnte, und es soll, wie auch in den früheren Veröffentlichungen, nicht einseitig nur das Epithel beschrieben, sondern auch dem Binde-

gewebe und den umliegenden Organen wie Muskeln, Nerven, Gefässen und anderen mehr, die eventuell in der Lage sein könnten, einen Einfluss auf das Wachstum der Drüse auszuüben, ein kurzes Wort der Besprechung gegönnt werden.

Die Veröffentlichung von Flint[1]) leitete mich seinerzeit auf das Bindegewebe hin, und ich glaube, dass dies ein sehr wesentlicher Punkt ist, dass man aus der einseitigen Betrachtung des Epithels allein sicherlich nicht das Prinzip richtig erkennen kann, und dass man nur aus der gleichzeitigen Untersuchung aller in Betracht kommender Teile und aus ihrer Abwertung gegeneinander das allgemeine Grundprinzip wird finden können.

Die vorliegende Untersuchung erstreckt sich zunächst auf die Maus, freilich mussten hin und wieder andere Embryonen durchmustert werden, um Erklärungen für bestimmte Punkte geben zu können. Dem Texte liegen die Anfangsstadien bis zum Ende der Embryonalzeit zugrunde und es wurden andere Zwischenstadien nur dann herangezogen, wenn es sich darum handelte, festzustellen, ob ein in einem bestimmten Stadium gemachter Befund eine dauernde Änderung bedeutet, oder ob es sich nur um eine vorübergehende Erscheinung handelt.

Der Grund, warum nur bis zum Ende der Embryonalzeit gegangen wurde, ist darin gelegen, weil wir hier einfache Verhältnisse finden und der ganze Bau des Organs noch nicht so kompliziert ist wie zu späteren Zeiten. Es ist bekannt, dass die Drüsenorgane jüngerer Tiere ein einfacheres und lockereres Gewebe darstellen als die erwachsener. Der Einfluss der Nachbarorgane wird um so bedeutender, je weiter die Entwickelung voranschreitet, und dadurch wird in späteren Embryonalstadien das eigentliche Drüsenentwickelungsprinzip verdunkelt und verschleiert. Die körperliche Darstellung wird

[1]) cf. Nr. 16.

in allen älteren Stadien eine enorm schwierige, weil die Rekonstruktion, wie man sie für eine gute körperliche Anschauung benötigt, später wegen der dichten Lagerung der Epithelschläuche einfach aus technischen Gründen unmöglich wird. Die Herstellung von gezeichneten und übereinander gelegten Glasplatten, die in älteren Stadien die einzig mögliche Rekonstruktionsmethode ist, gibt zwar ganz gute Bilder der Verzweigung und Knospenbildung, kann aber nur mit grosser Vorsicht zur Erklärung räumlicher Fragen herangezogen werden. Das beste Verfahren, die Plattenrekonstruktionsmethode, ist leider in höheren Stadien nicht durchführbar. Sie wurde in jüngeren Stadien zur Anwendung gebracht, soweit dies möglich war.

Material. Das Material wurde auf folgende Weise behandelt: Das Muttertier wurde mit Chloroform getötet und dann der Uterus mitsamt den Embryonen entnommen. Letztere wurden auf wenige Minuten in lauwarme 0,9%ige Kochsalzlösung gelegt, bis die Nabelschnur zu bluten aufgehört hatte, und dann in Zenkerscher Flüssigkeit fixiert. Die Objekte wurden in Paraffin eingebettet und in Serien geschnitten, die in der Regel eine Dicke von 10 μ hatten. Alle Präparate wurden mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt. In einigen Serien wurde versucht, um das Bindegewebe deutlicher darstellen zu können, eine Hämatoxylin-van Gieson-Färbung auszuführen, schliesslich wurden auch einige Präparate mit Flemmingscher Flüssigkeit fixiert und dann mit Saffranin-Lichtgrün gefärbt, um die chromatische Substanz deutlicher zeigen zu können. Diese beiden letzten Färbungen haben sich nicht sonderlich für den vorliegenden Zweck geeignet, und es sind so gut wie alle Befunde an den Hämatoxylin-Eosin-Präparaten erhoben worden. Die einzelnen Stadien sind durch folgende Zahlen charakterisiert.

| Stadium | Bezeichnung | Grösste Länge | Fixiert am |
|---|---|---|---|
| Stadium I | (Helene) | 19 mm | 13. III. 1913 |
| „ II | (Albert) | 20 „ | September 1913 |
| „ III | (Herbert) | 21 „ | „ „ |
| „ IV | (Max) | 22 „ | „ „ |
| „ V | (Haenlein) | 23 „ | 13. III. 1913 |
| „ VI | (Alex) | 25 „ | September 1913 |
| „ VII | (Hahn) | 26 „ | 17. IV. 1913 |
| „ VIII | (Karl a) | 27 „ | 19. IV. 1913 |
| „ IX | (Otto) | 29 „ | 7. III. 1913 |
| „ X | (Wilhelm) | 32 „ | 7. III. 1913 |
| „ XI | (F. W.) | 34 „ | 13. III. 1913 |
| „ XII | (Gustel) | 37 „ | 14. XI. 1913 |
| „ XIII | (Rollo) | 40 „ | 16. IV. 1913 |
| „ XIV | (August) | 44 „ | 7. III. 1913 |
| „ XV | (Hild.) | 45 „ | 7. III. 1913 |
| „ XVI | (H.) | 49 „ | 7. III. 1913 |
| „ XVII | (T. V.) | Neugeboren | 21. IV. 1914 |

Auf eine Altersbestimmung der Embryonen bin ich nicht weiter eingegangen, es mag genügen, wenn ihre grösste Länge in Millimetern angegeben ist. Diese wurde in der üblichen Weise bestimmt, indem ein ganz weicher Faden an die Schnauzenspitze angelegt wurde, und nachdem er über den Rücken geführt und hier vorsichtig angedrückt war, wurde er an der Spitze des Schwanzes abgetrennt. Die Länge des Fadens wurde an einer Millimeterskala abgelesen.

Rückblick[1]). Die erste umfassende Arbeit über Speicheldrüsenentwickelung veröffentlichte Chievitz[2]) im Jahre 1885, auf ihn greifen die späteren Autoren fast alle zurück. Seine Darstellung ist sehr einfach und klar, und er bringt deutlich die Unterschiede resp. die Gleichheiten, die er finden konnte,

[1]) Zugleich auch für die später zu bearbeitenden anderen Mundspeicheldrüsen der Maus.

[2]) cf. Nr. 13.

zur Anschauung. Chievitz weist darauf hin, dass der erwachsene Zustand einerseits, andererseits die allererste Anlage untersucht sei, dass man aber den Zwischenstadien nicht die genügende Aufmerksamkeit geschenkt habe. Untersucht wurde „die Parotis, Submaxillaris und Sublingualis, sowie einige der kleineren Drüsen des Mundbodens und der Zunge. Mensch, Katze, Hund, Maus, Ratte, Kaninchen, Rind und Schwein lieferten das hauptsächlichste Material“ [1]). Chievitz erörtert dann die Nomenklatur und unterscheidet eine Submaxillaris, Sublingualis und Alveololingualis, mit welchem Namen er die kleinen Drüsen belegt, die zwischen Zunge und Processus alveolaris ausmünden, die also unterhalb des Sulcus alveololingualis liegen. Alle drei Drüsen fand er beim Schwein, dem Rinde und der Ratte. Submaxillaris und Sublingualis fand er beim Hunde, der Katze und der Maus. „Die Sublingualis, welche ebenfalls mucinbereitend ist, bot insofern Verschiedenheiten dar, als ich bei der Maus ‚Speichelgänge‘ mit Stäbchenepithel und ‚Schaltstücke‘ mit plattem Epithel, ähnlich wie z. B. in der Parotis fand, welche Befunde ich dagegen beim Kalbe, dem Hunde und der Katze vermisste [2]).“ Die Parotis enthält einen Hauptgang, der durch die ganze Drüse hindurch verfolgt werden kann. Die Seitengänge niederer Ordnung spalten sich spitzwinkelig ab, und das in relativ weiten Abständen. Erst von der 4. bis 6. Ordnung an treten dicht beieinander verlaufende, sich rechtwinkelig abzweigende Äste auf. Gefässe und Nerven liegen medial von den Hauptgängen. Auch in der Submaxillaris findet sich ein durch die ganze Drüse zu verfolgender Hauptgang.

Die erste Drüsenanlage beim Schwein zeigte ein Embryo von 21 mm Länge (Submaxillaris und Sublingualis), beim 22 mm langen Embryo findet sich dann auch die Anlage der

[1]) cf. Nr. 13. S. 401. Z. 8 v. u.

[2]) cf. Nr. 13. S. 403. Z. 6 v. o.

Parotis. Chievitz erwähnt die eigentümliche Stelle der Anlage der Submaxillaris zur Seite der Zunge, die mit dem Befunde am erwachsenen Tiere nicht übereinstimmt. Die Ortsbestimmung der Anlage geschieht noch genauer dadurch, dass der Nervus lingualis mit seinem Ganglion unterhalb der Anlage hindurchzieht. Die Parotisanlage wird „in der Vereinigungsfurche zwischen Mundboden und Decke 0,24 mm hinter der Lippenkommissur“ [1]) gefunden. Dieser Autor findet bei einem 2,8 cm langen Schweineembryo in der Mitte der sonst soliden Anlage eine lumenhaltige Stelle. Die Submaxillaris eilt der Sublingualis immer in der Entwickelung voran. Die Anlage der Kapsel scheint dieser Autor nicht gesehen zu haben, auf keinen Fall hat er ihre Bedeutung erkannt, er spricht von einem kernreichen Bindegewebe in der Umgebung der Drüsenanlage und macht auch keinen prinzipiellen Unterschied zwischen den einzelnen Drüsen. Die Lumenbildung kommt nach seiner Ansicht „lediglich durch Erweiterung von Interzellularräumen“ [2]) zustande. Detritus fand er nicht in den Kanälen und tritt der Anschauung, dass die Lumina durch Ausschmelzen entstünden, entgegen. Beim Menschen fand Chievitz ähnliche Verhältnisse, nur ist die Mündung der Submaxillaranlage vor der Lippenkommissur, beim Schwein jedoch dahinter gelegen; er sah bei einem menschlichen Embryo von 10 Wochen auch den rudimentären Gang der Parotis, auf den Weisshaupt [3]) vor einiger Zeit von neuem hingewiesen hat; er beschreibt ihn, kann ihn aber nicht deuten; eine Verbindung mit der Mundhöhle oder mit der Parotis bestand nicht.

Bei einem 9 mm langen Embryo fand Chievitz die erste Anlage der Submaxillaris. Diese Anlage hatte schon

1) cf. Nr. 13. S. 408. Z. 22 v. o.
2) cf. Nr. 13. S. 413. Z. 2 v. o.
3) cf. Nr. 55.

Knospen, der vordere Teil war kanalisiert, die Sublingualis ist als massive Zellanhäufung vertreten und geht als selbständige Anlage von dem Sulcus alveololingualis aus. Die Parotis nimmt ihren Ausgang von einer Furche, und zwar gerade an der Stelle, wo diese in den Mundwinkel hin ausläuft. Chievitz unterscheidet in der Parotis einen Hauptgang mit zwei Reihen von Kernen, dann die Speichelröhrchen mit Stäbchenepithel, dann die Schaltstücke. Er erwähnt, dass z. B. die Parotis des Kindes in vieler Beziehung noch unentwickelt sei zum Verhältnis beim Erwachsenen. In den Endkolben der Mäuseparotis finden sich viele Kernteilungsfiguren, in den Ausführgängen aber nur wenige.

In ähnlicher Weise äussert sich Bonnet[1]): „Von den Drüsen der Mundhöhle legen sich die Speicheldrüsen nach Art der alveolären Drüsen, und zwar zuerst die Submaxillaris, dann die Parotis und zuletzt Sublingualis an. Submaxillaris und Sublingualis entstehen in der achten Embryonalwoche (Mensch) in Gestalt einer mit dem Mundhöhlenepithel zusammenhängenden Leiste, deren auswachsende Sprossen nachträglich eine Lichtung bekommen. Die Drüsen der Zunge, der Backen und Lippen sowie des Gaumens werden später als die Speicheldrüsen angelegt."

Göppert[2]) schreibt: „In der Entwickelung gehen die drei grossen Speicheldrüsen den kleinen voran, ein Umstand, der ausschliesslich auf den Umfang der Organe zu beziehen ist. Am frühesten zeigt sich die Anlage der Glandula submaxillaris. . . . Ihr folgt die Glandula sublingualis . . . und annähernd gleichzeitig die Parotis. . . . In anderen Fällen entsteht die Drüse (Sublingualis) aus einer von der Submaxillaris unabhängigen Anlage, diese hinter der ersteren. . . . Weiterhin[3]) verlagert sich die Verbindung der Drüsenanlage mit dem

[1]) cf. Nr. 8. S. 327. Z. 9 v. u.
[2]) cf. Nr. 18. S. 58. Z. 25 v. u.
[3]) cf. Nr. 18. S. 59. Z. 19 v. u.

Epithel nach vorne zu und nähert sich immer mehr dem bleibenden Ort vor der Zunge. Die Folge dieser Verschiebung ist, dass die Anlage beider Drüsen nun über den Nervus lingualis fortzieht, ihn kreuzt. . . . Die anfangs[1]) soliden Anlagen höhlen sich allmählich an dem Ausführungsgang gegen die Peripherie fortschreitend aus und münden . . . endlich frei dicht nebeneinander an einer später zu einer Caruncula sublingualis sich erhebenden Stelle neben dem Frenulum linguae. . . . Nach[2]) der Geburt vollzieht sich eine weitere Differenzierung der Gangsysteme. Aus den Gangstrecken mit einreihigem kubischem Epithel gehen die Schaltstücke hervor, während die Speichelröhren sich aus Teilen der zweireihigen Kanalstrecken bilden. Das gleiche gilt für die Submaxillaris."

Beim Menschen ist die Reihenfolge, in der die Drüsen in die Entwickelung eintreten, eine andere, denn Hammar beschreibt, dass er beim menschlichen Fötus von 1 Monat Alter eine Anlage der Parotis gefunden habe, und zwar nicht als solide Knospung, sondern als Rinne. Die Submaxillaris tritt erst später in die Entwickelung ein, und zuletzt die Sublingualis.

Die Entwickelung des Bindegewebes innerhalb der Drüse wurde eingehend bearbeitet von Flint[3]) und gerade dank diesem Umstande finden sich hier eine ganze Reihe neuer Ideen, die geeignet sind, vielfach unsere Anschauungen von der Entwickelung der Drüsen zu beeinflussen. Als Wichtigstes geht aus dieser Veröffentlichung hervor, dass man nicht einseitig nur das Epithel untersuchen darf, und dass man auch den anderen Organen und Geweben hier einen bedeutenden Einfluss zuerkennen muss. Das hat Flint durch seine Untersuchung klar und deutlich bewiesen. Flint[4]) fusst auf

[1]) cf. Nr. 18. S. 59. Z. 9 v. u.
[2]) cf. Nr. 18. S. 61.
[3]) cf. Nr. 16.
[4]) cf. Nr. 16. S. 62. Z. 22 v. o.

den Arbeiten von Mall, der zeigte, dass das Syncytium, von dem alle Bindegewebsarten ihren Ursprung nehmen, aus „einem fibrillären Teil, dem Exoplasma, das die Fibrillen bildet, und einem granulären Teil, dem Endoplasma, das zum Protoplasma der sogenannten Bindegewebszellen wird", besteht. Flint nimmt ferner an, dass die Basalmembran eine Bindegewebsbildung sei, die durch die „Ablagerung von Tausenden von Fibrillen in den exoplasmatischen Teil des Syncytiums" entsteht. Flint untersuchte die Entwickelung an verdauten Präparaten. Er sieht in den Zellen der Drüse selbst die Quelle des Wachstums, würdigt aber auch den Einfluss der Umgebung. „Diese Epithelien unterstehen natürlich auch dem Einfluss ihrer Umgebung und wirken aufeinander und auch auf andere angrenzende oder verwandte Systeme, wie Bindegewebe, nervöses und vaskuläres Gewebe ein, doch sind sie zweifellos der eigentliche Sitz für jene Kräfte, die die wunderbaren komplizierten Verhältnisse der späteren ausgebildeten Drüse hervorbringen [1])." Flint sucht nach einfachen Erklärungen für die Entwickelungsvorgänge: „Bei der Lösung von Fragen, die einem angesichts dieser komplizierten Phänomene aufsteigen, heisst es, immer nach den einfachsten physikalischen und chemischen Erklärungen, weniger nach denen, die auf Lebenserscheinungen beruhen, forschen. Was die Verästelung der Submaxillaris betrifft, so sind die letzten Wachstumsursachen, die feinsten Verzweigungsgesetze noch unklar, da noch keine annehmbare Erklärung dieses Prozesses in Vorschlag gebracht worden ist [2])." Das gilt auch heute noch, denn wenn man auch inzwischen in der Erkenntnis des Aufbaues der Drüse weiter gekommen ist, der Grund für das eigentümliche Verhalten und die Ursachen der Verzweigungsarten sind heute noch ebenso unbekannt. Die Ansicht

[1]) cf. Nr. 16. S. 66. Z. 7 v. u.
[2]) cf. Nr. 16. S. 67. Z. 1 v. o.

Thomas', nach der die Gefässe die Veranlassung zur Knospung sein sollen, weist Flint zurück, und ich kann mich darin ganz an ihn anschliessen.

Die Beziehung der Drüsenanlage zu den Nerven findet Erwähnung, doch wird die Ansicht, ob sie einen formgebenden Einfluss auf die Drüse ausüben, nicht klar ausgesprochen. „Selbst in der ersten Periode der Lebensgeschichte dieses Organes treten Nerven in Verbindung mit den Zellkomplexen auf. Nun ist es allerdings bei der ausserordentlichen Tendenz der Neuroblasten, auszuwandern, nicht klar, ob die Nervenzellen und Ganglien der Submaxillaris sich ihre Fähigkeit, unabhängig weiterzuwachsen, bewahren, oder ob die Zellkomplexe sie bei ihrer allmählichen Ramifizierung einfach hinter sich herziehen [1].“ Die durch das Wachstum bedingte Anordnung und Lagerung der Bindegewebsfasern erklärt er durch Zug- und Druckwirkung, die von den wachsenden Zellen ausgeht. „Anpassungen an die Elastizität, Anordnungen, um dem Druck, der von verschiedenen Punkten ausgeübt wird, auszuweichen, stützen diese Ansicht [2].“ Schon früh lässt sich dieser Einfluss erkennen. „Selbst in diesem embryonalen Stadium zeigt das Syncytium eine leise Tendenz, sich gerade um die Zellkomplexe kreisförmig anzuordnen, indem sie augenscheinlich Kraftlinien folgen, die die wachsenden Kanäle auf das weiche Syncytium ausüben, gerade so wie das Exoplasma, welches das ganze Organ umrahmt, seine Richtung derjenigen der wachsenden Drüse angepasst hat.“ Über die äusseren Teile der Kapsel ist Flint der Meinung, dass sie unter irgend einem Drucke stünden, der von der beständigen Volumvergrösserung seinen Ausgang nimmt, wenigstens deutet er die konzentrische Anordnung der Fasern in diesem Sinne. Die Entwickelung der

[1]) cf. ebenda. S. 67. Z. 19 v. o.
[2]) cf. Nr. 16. S. 67. Z. 1 v. u.

Submaxillaris ist eine endogene, d. h. sie geht vom Zentrum aus und schreitet nach der Peripherie zu fort. Die Septen entstehen aus der Schichtung des Bindegewebes um die primären Endknospen, die weitere Bildung geschieht dann zum Teil durch Ablagerung von Fasern, zum Teil durch eine wirkliche Vermehrung dieser, letzteres besonders durch den Druck bedingt, den die wachsenden Organe auf das Bindegewebe ausüben. Diese Ansicht findet darin eine Stütze, dass die Stellen, die einem starken Drucke ausgesetzt sind, viel Fasern zeigen, während dort, wo der Druck gering ist, sich ein loses dehnbares Syncytium findet. — Die Anzahl der Septen entspricht der Zahl der Hauptzweige der Epithelgänge, und es soll das Wachstum der Kapsel nach dem Hilus zu fortschreiten. Im Zentrum der Läppchen liegen die Kanäle, und demzufolge ist die weitere Differenzierung eine zentrifugale. Es besteht eine Parallele zwischen der Bildung der Lobuli niederer und höherer Ordnung. „Was die Läppchen betrifft, so verhalten sich diese Septen in der Folge genau wie die Kapsel sich in früheren Stadien gegen das Organ als Ganzes verhalten hat, besonders, wenn durch die weiteren Teilungen der Gänge Zweige höherer Ordnung entstehen. Man bemerkt zwischen diesen sekundären Zweigen, die jetzt sekundäre Wachstumszentren und damit sekundäre Zugzentren werden, eine leichte Tendenz, das Exoplasma nach Art der Hauptzweige des Ductus submaxillaris in früheren Stadien anzuordnen. Wir bekommen jetzt neue Septa in unseren Septen und erhalten durch diese sekundären Teilungen das sogenannte Primitivläppchen [1].“ Durch die Zugzentren, die in den Epithelgängen zu suchen sind, kommt es mitunter, dass die Septen von den einzelnen Seiten einer verschiedenen Krafteinwirkung ausgesetzt sind und gelegentlich zerreissen.

Es bildet sich stellenweise eine Membrana limitans aus.

[1]) cf. Nr. 16. S. 74. Z. 12 v. o.

Das Netzwerk der Drüse ist vielleicht einer der Faktoren, die einen endlichen Stillstand des Wachstums der Drüse bedingen.

Kallius[1]), der die Entwickelung der Zunge des Schweines untersuchte, kommt auch auf die Speicheldrüsen zu sprechen und gibt einige kurze, aber sehr treffende Bemerkungen über die Entwickelung dieser Organe. So weist er vor allem als erster auf die primäre Kapselbildung der Submaxillaris gegenüber der Parotis hin. An den Präparaten von Kallius habe ich einen Teil meiner Untersuchungen gemacht, deren Ergebnisse ich früher mitgeteilt habe. Kallius[1]) schreibt:

„Im Stadium XII ist bereits die Anlage der Submaxillardrüse vorhanden, von der ein kleiner epithelialer Zapfen zu sehen ist, der an der bezeichneten Stelle der Textfigur in das unterliegende Bindegewebe hineinragt. Eine Höhlung ist an dem Zapfen nicht zu erkennen, und an dem Ende ist die ganze Bildung etwas aufgetrieben. Merkwürdig ist aber, dass der ganze Zapfen von einer wohl abgegrenzten bindegewebigen Masse umgeben ist, in der die Zellen dicht liegen, so dass diese Anlage von der lockeren Umgebung wohl zu unterscheiden ist. Der Zapfen mit der ihn umgebenden Bindegewebsmasse hat eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Anblick der Nierenknospe mit ihrem anliegenden Nierenblastem. Und man könnte fast versucht sein, diesen Bindegewebshaufen als Speicheldrüsenblastem zu bezeichnen, aber an den drüsigen Bestandteilen der Glandula submaxillaris ist diese Mesenchymmasse nicht beteiligt, wie die weiteren Entwickelungsstadien lehren.

Von sonstigen Drüsen ist noch die erste Anlage der Glandula parotis zu finden, die weiter oral von der eben erwähnten Drüsenanlage dicht am Mundwinkel liegt. Sie besteht ebenfalls aus einem aboral verdickten Epithelzapfen, der am vorderen Teile noch einen zweiten ganz dünnen epithelialen Zusammen-

[1]) cf. Nr. 24. S. 317.

hang mit dem Epithel der Mundhöhle hat. Hier sieht man aber keinen abgrenzenden Bindegewebshaufen, wie bei der vorigen Drüse, sondern sie entwickelt sich einfach in das lockere Bindegewebe hinein. . . . An einigen Stellen ist in der Parotisanlage ein kleines Lumen zu sehen, das aber im nächsten Stadium, ebenso wie der zweite dünne epitheliale Verbindungsfaden, verschwindet. . . . Unmittelbar neben der Mündung des Ausführungsganges dieser Drüse in die Mundhöhle hat sich etwas dorsal von ihr ein neuer kurzer Epithelzapfen gebildet, der nach seinem Hineindringen in die bindegewebigen Teile unverästet aufhört. Dies ist die Anlage der Glandula sublingualis grandicanalaris. . . .

Die Glandula parotis besteht in einem peripherisch stark verdickten Zapfen, der stärker aboral gewendet als bisher, nun nicht mehr weit entfernt, lateral von der Glandula submaxillaris, endet. Nun nimmt die Drüsenentwickelung den bekannten Fortgang.“

Die Nomenklatur der Mundspeicheldrüsen ist eine ziemlich einfache, und bis auf einen Punkt herrscht auch Übereinstimmung, dies ist jedoch die Benennung und die Homologie der unter der Zunge und dem Unterkiefer gelegenen Drüsen. Zumstein bringt eine genaue makroskopische Darstellung, und alle folgenden Autoren greifen auf ihn zurück, so auch Illing, der eine eingehende Untersuchung über die submaxillaren Speicheldrüsen ausführte. „Bezüglich[1]) der Benennung und der Begriffsbestimmung der submaxillaren Drüsenkomplexe herrscht die grösste Verwirrung in den vergleichend anatomischen und zoologischen Werken. Manche Autoren fassen unter Glandula submaxillaris (bzw. Glandulae submaxillares) alle in der Submaxillargegend gelegenen Drüsenpakete zusammen und deuten nur an, dass dieselben je nach

[1]) cf. Nr. 24. S. 402. Z. 13 v. o.

der Tierart in verschiedene Abteilungen zerfallen, andere scheiden scharf zwischen der mehr oberflächlich gelegenen Submaxillaris mit dem Ductus Whartonianus (submax.) und einer tiefer gelegenen Drüsenmasse, die sie aber, gleichgültig, wie sich ihr abführender Apparat verhält und wie ihre genauere Lage ist etc., unter dem Namen der Glandula sublingualis zusammenfassen. Wieder andere Autoren erheben hiergegen Widerspruch und zerlegen die sublinguale Drüsenmasse in zwei bis drei Drüsen auf Grund von Lage, Bau und Verhalten des Ausführungsapparates und des Sekretes und führen besondere Namen für die einzelnen Drüsenpakete ein."

Ranvier (wie wir Illing entnehmen) trennt zuerst eine Sublingualis und eine Retrolingualis: „Er[1]) nennt die der Submaxillaris bei Tieren anliegende Drüse, deren Ausführungsgang mit jenem der Submaxillaris, aber stets unabhängig von demselben verläuft, Glandula retrolingualis. Dagegen bezeichnet er als Glandula sublingualis jene Drüse, welche vor der Kreuzung des Ductus submaxillaris mit dem Nervus lingualis am Boden der Mundhöhle liegt. Die Benennung retrolingualis bezieht sich nicht auf die Zunge, sondern auf den Nervus lingualis: Ranvier nennt also die Drüse, die rückwärts (caudal) vom Nervus lingualis liegt, Glandula retrolingualis und diejenige, die vor (oral) und unter (ventral) dem betreffenden Nerven liegt, Glandula sublingualis. Seine Benennungsweise ist also eine topographische."

Nach Zumstein, der im wesentlichen Ranvier folgt, „kommt[2]) die Retrolingualis folgenden Tieren zu: Ratte, Hausmaus, weisse Maus, Waldmaus, Feld- oder Brandmaus, Wühlmaus, Hamster, Eichhörnchen, Meerschweinchen, Igel, Spitzmaus, Wassermaus, Maulwurf, Frettchen, Wiesel, Hermelin, Fledermaus, Hund, Katze, Schwein. Sie fehlt bei Ka-

[1]) cf. Nr. 24. S. 402. Z. 21 v. o.
[2]) cf. Nr. 24. S. 404. Z. 11 v. u.

ninchen, Hase, Pferd, Esel.“ Zumstein beschreibt seine weitere Beobachtung mit folgenden Worten: „Die[1]) Hausmaus (ein Gleiches gilt für die weisse Maus) hat eine Glandula submaxillaris und eine retrolingualis. . . . Die Drüsenmassen der beiden Seiten sind innig aneinander gelagert in Gestalt eines Körpers von abgeplatteter Herzform. Sie erstreckt sich vom Unterkieferwinkel bis an das Sternum, der grössere mediale Teil der beiderseitigen Drüsenmassen ist die Glandula submaxillaris und an diese legt sich vorn und lateral die kleinere Glandula retrolingualis an.“

Den Divertikel, auf den wir weiter unten noch zurückkommen werden, hat Zumstein auch gesehen. „Kurz[2]) vor seiner Ausmündung auf einer papillenförmigen Erhebung besitzt der Ductus submaxillaris regelmässig eine Ausstülpung, die auf den Schnitten sich makroskopisch zu erkennen gibt. . . . Sie geht nach unten vom Ausführungsgange ab und erstreckt sich an die Muskelmasse des Genioglossus heran, wird hier und da von demselben noch etwas umlagert.“

Illing gibt eine sehr einfache und einleuchtende Einteilung, er unterscheidet Glandula submaxillaris, Glandula sublingualis Bartholini und Glandula sublingualis Rivini. „Glandula[3]) Bartholini nenne ich die Drüse, die dorsal vom Musculus mylohyoideus . . . seitlich unter der Zunge liegt und einen selbständigen, einfachen, grossen Ausführungsgang, den Ductus sublingualis major s. Bartholini, besitzt, der mit dem Ductus submaxillaris s. Whartoni verläuft und neben oder mit diesem unter der Zungenspitze an der Caruncula sublingualis in das Cavum orus einmündet. . . . Einen anderen Drüsenkomplex, der unter oder an der Zunge liegt . . . und

[1]) cf. Nr. 57. S. 9. Z. 10 v. u.
[2]) cf Nr. 57. S. 10. Z. 17 v. o.
[3]) cf. Nr. 24. S. 416. Z. 8 v. o.

mit zahlreichen kleinen Gängen, den Ductus sublinguales minores s. Ductus Rivini, seitlich der Zunge am Mundhöhlenboden in die Mundhöhle ausmündet, bezeichne ich als Glandula sublingualis Rivini. . . .“ Besser ist es vielleicht, die Eigennamen fortzulassen und die Einteilung nach der Zahl der Mündungen zu treffen, dann würde man „sprechen[1]) von einer Glandula sublingualis polystomatica und von einer Glandula sublingualis monostomatica“. Erstere wäre dann die Rivinische, letztere die Bartholinische Drüse. Die Einteilung Illings scheint mir die beste zu sein, wenn sie auch freilich nur auf makroskopische Befunde aufgebaut ist; seine Untersuchung hat aber dargetan, dass eine einheitliche histologische Einteilung nicht durchführbar ist. Daher will ich mich auch in Folgendem der Nomenklatur Illings bedienen.

Boll untersuchte das Bindegewebe in der Submaxillaris des Kaninchens und beschreibt seine Beobachtungen folgendermassen: „Hat[2]) man den Schnitt nicht von ganz idealer Feinheit gefertigt, sondern etwa so, dass die Dicke desselben dem Durchmesser eines Alveolus entspricht, so sieht man . . . wie die Oberfläche der Alveolen von einem feinen Netz von Fasern und Bälkchen förmlich umsponnen ist, wie diese Fasern und Bälkchen aus der Verästelung glatter, sternförmiger Zellen hervorgehen, welche ebenfalls der Wölbung der Alveolen aufliegen. . . . Dieses ganze System ist, wenn ich mich so ausdrücken darf, in Kugelschalen angeordnet. . . . Die Zellen selber sind platt; ihre reichen ebenfalls platten Ausläufer bilden um die Alveolen eine korbartige Umhüllung von ziemlicher Dichtigkeit. . . .“

1) cf. Nr. 24. S. 443. Z. 15 v. u.
2) cf. Nr. 6. S. 336. Z. 20 v. o.

Bei einem Embryo von 16 mm Gesamtlänge konnte ich keine Spur der Anlage der Submaxillaris oder der Parotis finden, das Epithel der Zunge und der seitlichen Mundbucht zeigt ein für dieses Stadium charakteristisches Verhalten, und kein Punkt lässt erkennen, dass sich hier, an der Vereinigungsstelle des Zungenepithels mit dem vom Wangenspalt kommenden, bald die Anlagen zweier drüsiger Organe finden werden. Die Rinne, mit der sich die Zunge gegen die Umgebung abhebt, ist die Stelle, wo man nach der gemeinsamen Anschauung aller Autoren die ersten Anfänge der Drüsenanlage suchen muss. Beim Schwein fand sich dies in sehr charakteristischer Weise, und es stellte die Submaxillaris zu Anfang einfach einen in die Tiefe dringenden Zapfen dar, der erst im späteren Stadium sich nach rückwärts abkrümmt und nach dieser Richtung weiterwächst. Bei der Maus geht die Entwickelung so enorm schnell vor sich, dass ein Embryo von 19 mm bereits nicht mehr die allerersten Anfänge zeigt. Wenn man bedenkt, dass bei der neugeborenen Maus die Drüse ein grosses und voluminöses Organ darstellt, das weit entfernt von der Stelle der ersten Anlage gefunden wird, dann kann es nicht weiter wundernehmen, dass mit jedem Millimeter, den der Embryo in seiner Gesamtlänge gewinnt, die Drüse um ein gutes Stück in der Entwickelung voranschreiten muss.

Epithelgänge. Stadium I. (Helene.) In diesem Stadium ist die Anlage der Submaxillaris ein einheitlicher Epithelstrang ohne jegliche Gliederung. Seine Mündung liegt seitlich der Zunge, also noch weit entfernt von der Stelle, die sie später einmal einnehmen soll. Auf diesen Punkt hat auch Chievitz bereits hingewiesen, und er hat sogar die Entfernung von der Mündung dieses Organes bis zum Frenulum linguae, d. h. bis zu jener Stelle, wo die Zunge sich als freie Spitze abzuheben beginnt, genau gemessen. „Die[1]) Ausgangs-

[1]) cf. Nr. 13. S. 407. Z. 3 v. u.

stelle (Mündungsstelle) der Submaxillaris finden wir nicht vor dem Frenulum linguae wie beim erwachsenen Tiere, sondern weit nach hinten, von der Furche ausgehend, welche die Zungenwurzel seitlich begrenzt.“ Eine Erklärung für dies eigenartige Phänomen gibt Chievitz nicht, und es kommen meiner Meinung nach hierbei verschiedene Punkte in Betracht, denn

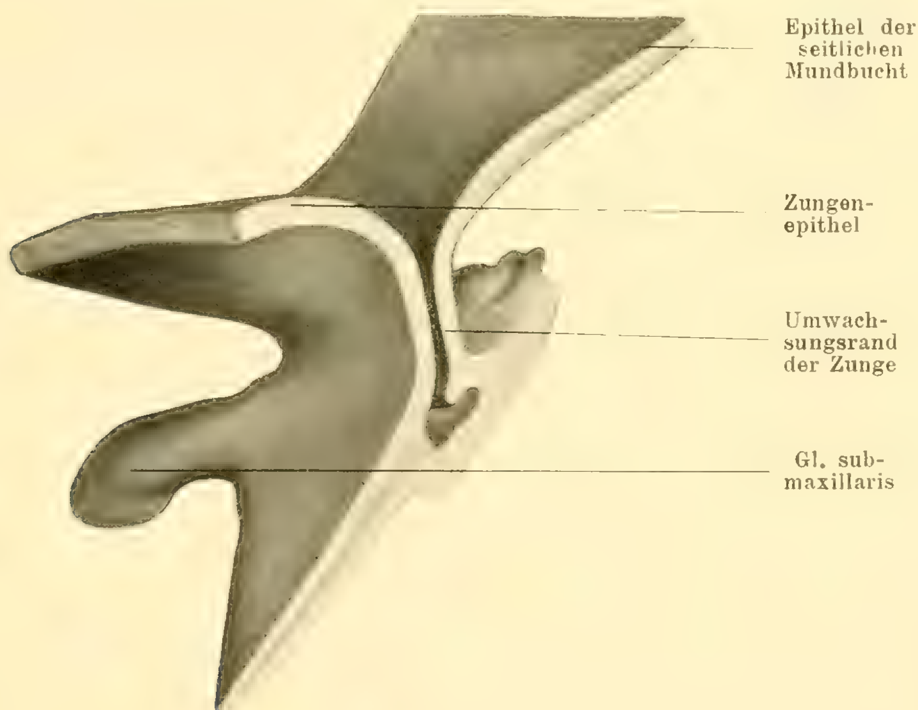



**Fig. 1.**
**Modell des Stadiums I. Vergrösserung 100 fach.**
**(Ansicht von vorne und medial.)**

einmal wird fraglos die Mündungsstelle in dem Masse, wie der Kopf sich streckt, mit nach vorne geschoben, zum anderen aber wird die Zunge von den beiden Seiten her umwachsen, so lange bis die beiden Umwachsungsränder sich in der Mittellinie vereinigen.

Die Drüse stellt jetzt einen flachen Bogen vor, dessen Wachstum nach dorsal zu ganz deutlich erkannt werden kann (cf. Fig. 1). Annähernd symmetrisch zur Mittellinie ziehen jetzt die rechte und linke Submaxillaris in sanftem Bogen nach

hinten, nach dorsal zu deutlich divergierend und gleichzeitig einen nach buccal und oben offenen Kreisbogen darstellend. Streng genommen handelt es sich nicht um einen Kreisbogen, sondern um einen Reifen, der freilich seinerseits auch nicht ganz genau in einer mathematischen Ebene verläuft, sondern je nachdem Abweichungen zeigt, die eben dadurch bedingt sind, dass es sich hier nicht um physikalische Grössen, sondern um lebendes Gewebe, um Zellen, handelt. Alle diese Vergleiche aus dem alltäglichen Leben halten einer absolut mathematischen Prüfung nicht stand, sie sollen ja auch nur dazu dienen, um uns eine ungefähre Vorstellung des betreffenden Gebildes zu geben.

Bei der Betrachtung der Schnittserie dieses Stadiums erkennt man ganz deutlich — was auch aus dem Modell mit Sicherheit hervorgeht —, dass nämlich der Hauptteil der Anlage horizontal gelagert ist und demzufolge natürlich mit dem dereinstigen Mundboden annähernd parallel verlaufen muss. Freilich ist die Anlage noch sehr klein und überhaupt nur auf einer kurzen Strecke der Serie zu sehen, mithin kann dieser horizontale Teil auch nur in ganz wenigen Schnitten gefunden werden. Je länger aber die Anlage wird, um so mehr streckt sich dieser Teil, und es ergibt sich schliesslich jener lange schmale Gang, den wir als Drüsenausführungsgang beim erwachsenen Tier präparatorisch darstellen können.

Durch Vergleiche mit der Entwickelung anderer Drüsen oder auch der Submaxillaris anderer Tiere können wir sagen, dass die vorliegende Anlage aber nicht nur den Keim für den Ausführungsgang in sich schliesst, sondern, dass in ihr auch die ersten Anfänge des sezernierenden Teiles gefunden werden, welch letzterer sich aus dem ein ganz klein wenig verdickten Endabschnitte dieses Stadiums bildet.

Mustert man die Schnittserie der Reihe nach von vorne her durch, dann findet man, dass die Stelle, an der die Drüse

sich vom Epithel der Mundhöhle abtrennt, nur schwer genau bestimmt werden kann. Der Grund dafür ist darin zu sehen, dass der Umwachsungsrand der Zunge an der Stelle, wo die Drüse sich abtrennt, ziemlich weit nach unten reicht, dass beide Epithelbeläge, nämlich der der Zunge und der innere des Kieferwalles, dicht beieinander liegen, so dass sie, da die Schnittrichtung immer dieselbe bleibt, sehr wohl als die beiden zur Drüse sich vereinigenden Epithelstreifen angesehen werden könnten; dazu kommt noch, dass die Drüse, selbst schräg von unten kommend, gerade in diese Stelle einmündet. Das Modell kann uns hier recht gute Dienste leisten, indem es uns genau zeigt, an welcher Stelle die Drüse beginnt, es sei daher ganz kurz hier eine Beschreibung des nach der Wachsplattenmodellierungsmethode hergestellten Modelles eingefügt. Man sieht die Anlage der Zunge (cf. Fig. 1) und ihren Umwachsungsrand, der im vorderen Teil schon so weit nach unten eingedrungen ist, dass die Kontur des künftigen Organes ganz gut erkannt werden kann. Dieser Umwachsungsrand lehnt sich bald an den inneren Umwachsungsrand des Unterkiefers ganz eng an und bildet so mit ihm eine Rinne, die nach hinten zu sehr schnell an Tiefe verliert, flacher und flacher wird und schliesslich ganz verstreicht, so dass eine Abgrenzung des Zungenrückens gegen die Anlage der Backentaschen und des Kieferwalles, wenigstens in der Aufsicht, hier nicht mehr durchgeführt werden kann. Kurz bevor das erreicht wird, trennt sich das aus der Vereinigung der beiden Epithelleisten hervorgehende Organ ab, und es fällt somit die Verlängerung der Drüse nach vorne in den fast lumenlosen Spalt. Da nun die Drüsenanlage noch keine besondere Absetzung gegenüber dem Epithel der Mundhöhle zeigt und auch die feineren Verhältnisse der Zellen sich hier erst nach zwei verschiedenen Richtungen auszubilden beginnen, so ist es kaum befremdlich, dass man beim Durchsehen der Serie die Stelle des Abgangs der Drüse nur

ganz ungenau finden kann, und erst, nachdem man an einem Rekonstruktionsmodell den Punkt festgelegt hat — also gewissermassen makroskopisch —, an dem so bestimmten Schnitt die feineren Verhältnisse konstatieren kann.

Wenn ich diese Verhältnisse mit den entsprechenden beim Schwein vergleichen darf, dann ist zu sagen, dass dort Ähnliches zu finden ist, indem auch hier ein flacher, nach dorsal offener Bogen besteht, jedoch ist unterschiedlich die Abgrenzung eine wesentlich leichtere, weil die Umwachsung der Zunge etwas anderer Art ist, dann aber auch, weil die Einmündung der Drüse unter einem etwas anderen Winkel geschieht. Beiden Tieren hingegen ist wieder gemeinsam, dass der Epithelzug selbst vorne dünner ist als hinten. Man kann demnach ganz gut von einer Einteilung in Hals und Kopf sprechen. Freilich ist die Grenze nicht ganz scharf, und aus den einzelnen Bildern, die den Gang bald in Querschnitt, bald in Längsschnitt zeigen, je nach der Stelle des Bogens, die getroffen ist, und die kaum voneinander differierende Bilder geben, erhellt, dass diese Einteilung eine ganz äusserliche und willkürliche ist. Freilich wird man bestrebt sein müssen, die Differenzierung der einzelnen Abschnitte der Drüse möglichst zurück zu verfolgen, damit man, soweit wie irgend angängig, schon die erste Abweichung von der Grundform erkennen und feststellen kann; doch glaube ich, dass man da auch nicht zu weit gehen darf, und wage, vor allem in Rücksicht auf die sehr komplizierten Vorgänge der folgenden Stadien, nicht, aus dem bisherigen Befund einen absolut sicheren Schluss auf die Zustände der definitiven Drüse zu ziehen. Soviel meine ich, kann man aber wohl sagen: der Halsteil entspricht dem späteren Ductus, der jetzt schon so reichlich Kernteilungsfiguren zeigt, dass man annehmen darf, hier bestehe ein starkes Wachstumzentrum nach dorsal. Das ein wenig verdickte Ende der Anlage, das auch eine Kleinigkeit mehr nach unten geneigt ist

wie der andere Teil, würde demnach den Mutterboden abgeben für alle Seitenzweige verschiedenster Ordnung, für die Endkolben und schliesslich auch noch für den Teil des Ausführungsganges, der terminal von der ersten Absendung eines Seitenganges gelegen ist, also im Wesentlichen für den innerhalb der Kapsel dahinziehenden Abschnitt.

Der dorsalwärts dickere Teil der Anlage findet ein ziemlich plötzliches Ende. Er scheint auf beiden Seiten annähernd dieselbe Länge zu besitzen, da er in der gleichen Anzahl von Schnitten gefunden wurde. Obwohl dieser Drüsengang jetzt schon im Verhältnis zum Gesamttiere eine nicht unbedeutende Länge zeigt, und bekannt ist, dass die Drüse in ihren späteren Stadien eine starke Verästelung aufweist, so ist zurzeit noch nichts davon zu finden, es sei denn, dass man eine kleine Unregelmässigkeit, nämlich eine unbedeutende Verbreiterung des Querschnittbildes nach der einen Seite hin, als ersten Beginn einer Knospe deuten will. Obwohl wir dies für die Verzweigungsfiguren der späteren Drüse kaum heranziehen können, so ist gerade dieser Befund von Wichtigkeit, weil er uns zeigt, dass, zum mindesten an dieser Stelle, die Grenze zwischen Hals- und Kopfteil der Anlage gesucht werden muss, denn, wenn wir hier den ersten Beginn der sich bildenden Seitensprossen finden, dann muss der Hauptteil des Ausführungsganges aus dem Teil der Anlage hervorgehen, der oralwärts von dieser Stelle gelegen ist, und nur der innerhalb des eigentlichen Drüsenkörpers, also der innerhalb der späteren Kapsel gelegene Teil des Ausführungsganges, entsteht durch Wachstum eines Teiles der jetzigen Endknospe.

Stadium II. (Albert.) Dass nun aber doch bald die Zeit der ersten Veränderung der äusseren Form gekommen ist, kann man daran erkennen, dass ein Längenwachstum des Embryos um nur 1 mm genügt, um uns Bilder zu bringen, die sich von den vorhergehenden nicht unwesentlich unterscheiden,

denn der erste Beginn einer wirklichen Differenzierung der äusseren Form ist gemacht. Wenngleich auch jetzt noch der Epithelgang als vorherrschendes Charakteristikum ein Wachstum in die Tiefe und nach distal deutlich erkennen lässt, dann sieht man doch, wie sich nun d a n e b e n eine Umgestaltung der Form ergeben hat, denn man kann ohne allzu grosse Mühe ganz deutlich erkennen, dass ein Endteil und ein Halsteil voneinander morphologisch zu trennen sind, deren letzterer die Verbindung mit dem Epithel der Mundhöhle vermittelt. Auch der Endteil ist nicht mehr so ganz einheitlich gebaut, denn mit Ausnahme der feineren Veränderungen an den einzelnen Zellen sind jetzt ganz deutliche Randeinkerbungen (cf. Fig. 2) zu sehen, die man unmöglich anders als beginnende Sprossungen deuten kann. Da wir nun aus der Entwickelung anderer Drüsen wissen, dass aus diesen Sprossen später die Teile werden, die innerhalb und zwischen den Läppchen liegen, so kann man mit Sicherheit sagen, dass aus dem sich hier deutlich markierenden Endteil der sezernierende und der sammelnde, aus dem Halsteil jedoch der ausführende Abschnitt der gesamten Drüse werden m u s s. Der Endteil verjüngt sich nach oben zu immer mehr, und da er schräg von hinten und unten nach vorn und oben dahinzieht, so muss er in einem Frontalschnitt ein flaschenartiges Bild geben. Von diesem Stadium wurde ein Modell hergestellt, und es lässt ganz deutlich einen Hals und einen Endteil erkennen, deren letzterer verdickt ist und durch seine unregelmässige, ein wenig höckerige Gestalt die beginnende Knospenbildung beurkundet. So kann man denn ganz gut das mikroskopische Bild und das Modell in Einklang bringen, wenn man nur daran festhält, dass die Einkerbungen und Vorsprünge des einen der unregelmässigen Oberfläche des anderen entsprechen und beide letzten Endes ein und dasselbe sind.

Die ebengenannten Einkerbungen befinden sich auf der der

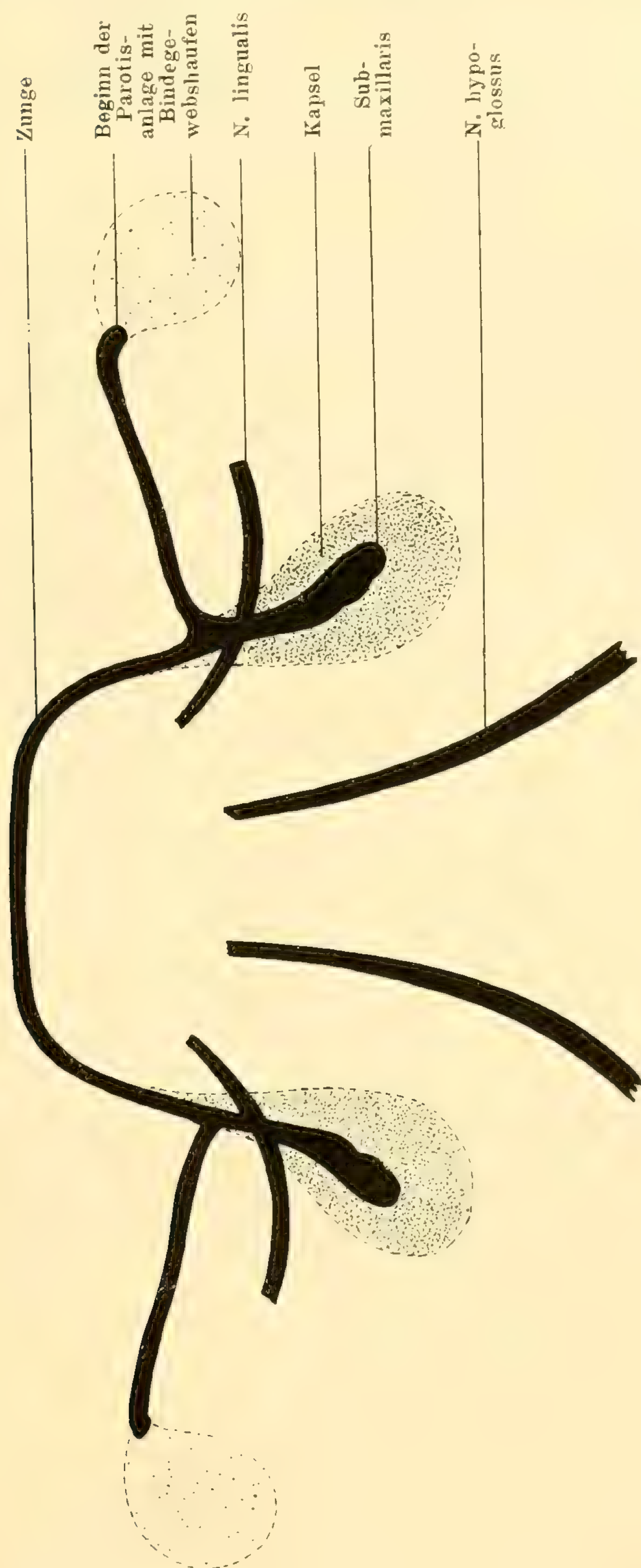



Fig. 2.
Schematisches Bild des Stadiums II. Vergrösserung ca. 75 fach.

Zunge zugewandten Seite (Fig. 2) und erscheinen im Bilde wie bogenförmige Aussparungen der Epithelanhäufung.

Wenn es erlaubt sein soll, mit einigen Worten auf die Verhältnisse beim Schwein einzugehen, dann kann man sagen, dass hier im Prinzip ganz der nämliche Befund erhoben werden kann, denn wenn es auch nicht möglich ist, ein ganz genau gleiches

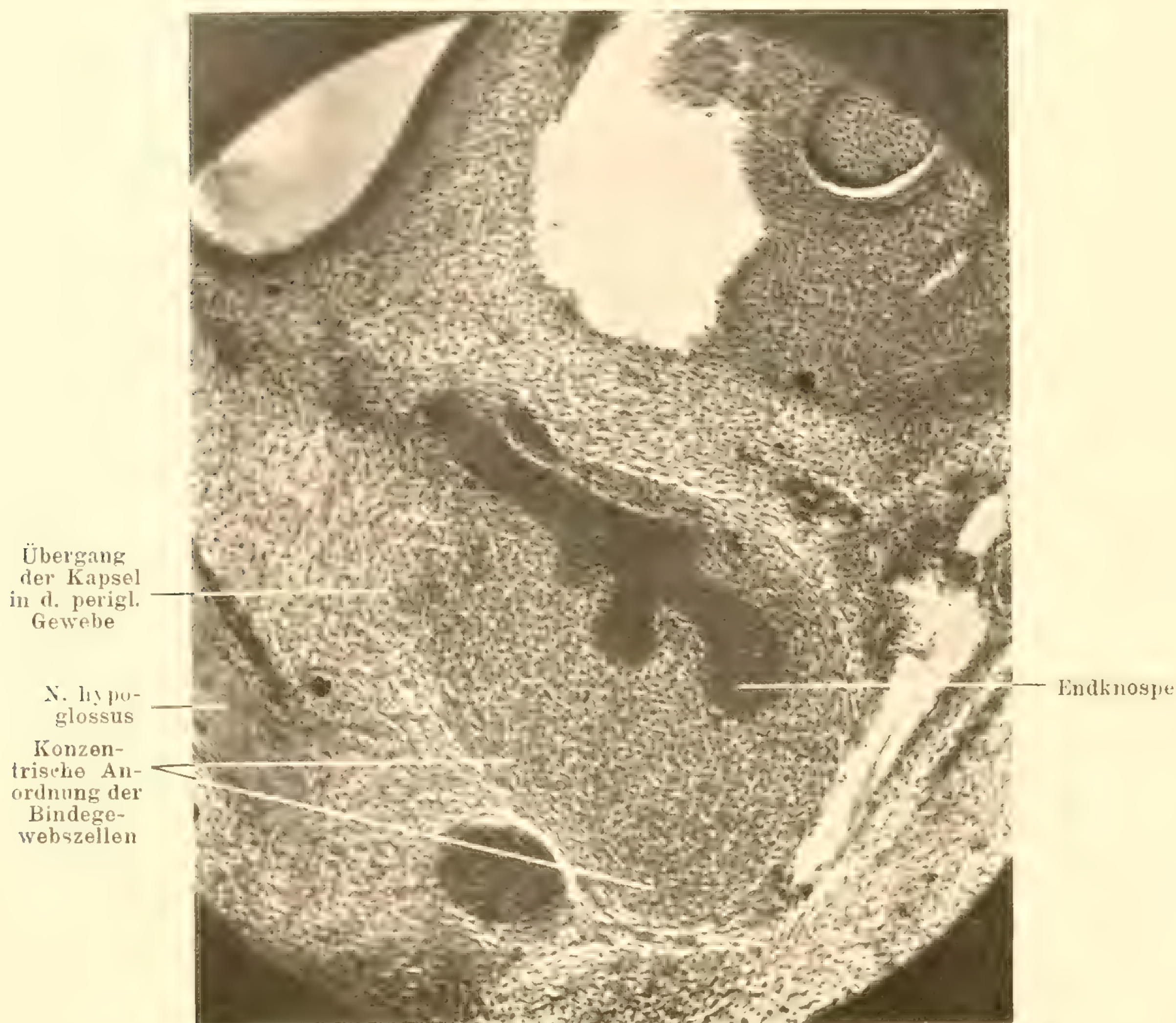



Fig. 3.
(cf. Nr. 42 Fig. 5 des Literaturverzeichnisses.)

Stadium zu finden, so konnte dennoch an einem Embryo, dessen Submaxillaris schon einige Sprossen zeigte, festgestellt werden, dass auch dort die Knospenbildung zuerst auf der der Zunge zugewandten Seite stattfindet (Fig. 3). Eine kleine Zeit vorher machte sich eine Differenzierung der äusseren Form bemerk-

bar, und zwar genau wie hier eine Sonderung in Hals und Endteil, nur mit dem Unterschiede, dass diese Sonderung deutlicher ist, auch ein wenig früher eintritt, so dass man sagen kann, dass man dort die erste Differenzierung im ausführenden und sezernierenden Abschnitt weiter zurückverfolgen kann als bei der Maus. Das sind kleine unbedeutende Unterschiede, die aber an dem Prinzip als solchem nicht das geringste ändern können. Man darf überhaupt in der Bewertung aller dieser Befunde und Zustände nicht zu eng urteilen, um nicht Kleinigkeiten und individuelle Variationen, wie sie immer vorkommen werden, für wichtiger zu halten, als sie sind, und darüber das Prinzip des Grundbaues und die allgemeinen Gesetze, nach denen die Natur arbeitet, ganz zu vergessen. Wir dürfen eben nie ausser Acht lassen, dass wir es hier nicht mit physikalischen Konstanten, sondern mit der Entwickelung lebender Tiere zu tun haben, und wir wissen zur Genüge, dass die Natur in der unendlichen Anzahl von Variationen lebender Organismen sich nie erschöpft.

Stadium III. (Herbert.) Das nun folgende Stadium ist durch einen besonderen Umstand beachtenswert, denn neben der Anlage der Submaxillaris, ein klein wenig weiter lateral, also der Zunge abgewandt, nur durch wenige Zellen von dieser Drüse getrennt, findet sich eine neue Zellanhäufung. Aus dem Vergleich mit späteren Stadien geht hervor, dass sich aus dieser Zellverdichtung ein drüsiges Organ bildet. Es unterliegt keinem Zweifel, dass wir hier die allerersten Anfänge der Glandula sublingualis monostomatica (cf. Fig. 4) vor uns haben, jener Speicheldrüse, die in bezug auf die Nomenklatur schon zu vielen Untersuchungen Anlass gegeben hat. Es klingt ein wenig merkwürdig, dass man das Organ, das sich der Zunge näher findet als Submaxillaris, das aber, das von der Zunge mehr abgewandt ist, Sublingualis genannt hat. Das hat seinen Grund darin, dass beim erwachsenen Tier die

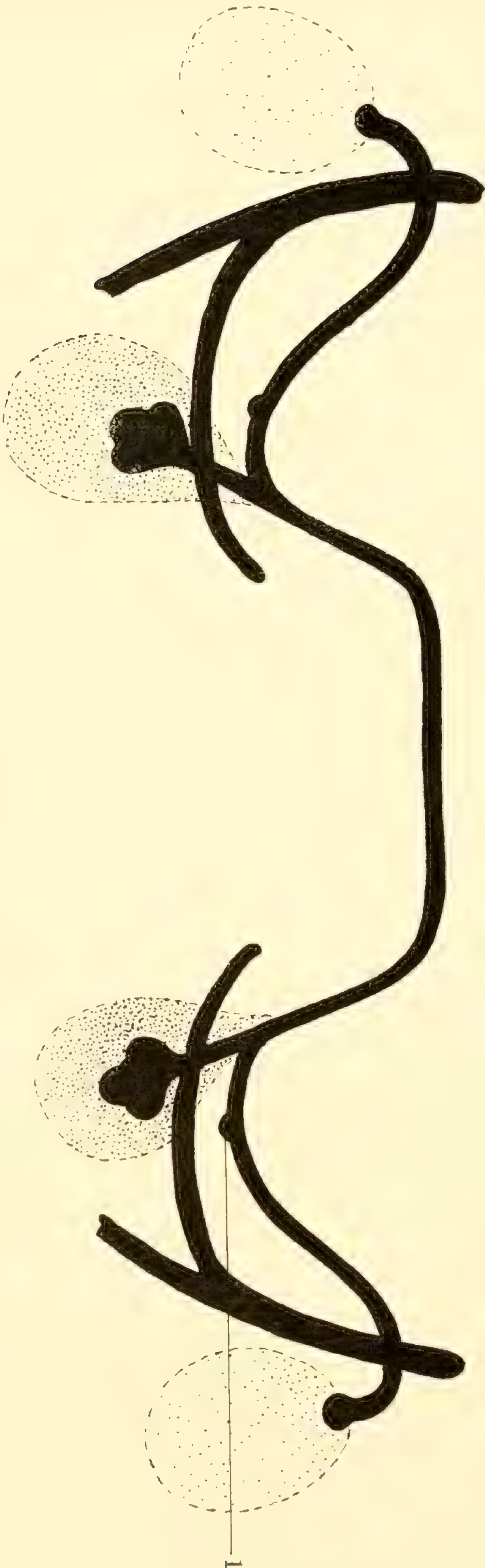



Fig. 4.
Schematische Zeichnung des Stadiums III. Vergrösserung ca. 100fach.
1 Anlage der Sublingualis.

Verhältnisse anders liegen, die z. B. beim Schwein dadurch zustande kommen, dass die beiden Drüsen im Laufe der Entwickelung sich miteinander kreuzen, so dass in diesem Falle dann in der Tat die Submaxillaris mehr dem Kiefer, die Sublingualis mehr der Zunge benachbart ist. Wenn man vom vergleichend-entwickelungsgeschichtlichen Standpunkte ausgehen wollte, was eigentlich das einzig Richtige ist, so müsste man die Namen beider Drüsen miteinander vertauschen.

Die Sublingualdrüse der Maus ist ein umstrittenes Organ, denn manche belegen diese mit dem Namen Glandula sublingualis monostomatica (Illing), andere wieder halten die Bezeichnung Glandula retrolingualis (Zumstein) für richtiger.

Wenn man also eigentlich der oben mitgeteilten Beobachtung zufolge die Benennung der Submaxillaris und Sublingualis miteinander vertauschen müsste, so ist dennoch im Folgenden die alte Nomenklatur beibehalten worden, um nicht noch mehr Verwirrung in das schon ohnehin komplizierte Gebiet zu bringen; es ist ja auch schliesslich die Benennung nicht das Wesen der Sache.

Ausser der Anlage der Sublingualis bringt dieses Stadium nur noch wenig Neues, denn die Wachstumsrichtung ist beibehalten worden, und auch die Differenzierung, wenigstens in bezug auf die äussere Form, ist wohl etwas, aber nicht wesentlich vorangeschritten. So kann uns denn auch das nach der Plattenmodellierungsmethode hergestellte Modell nicht viel Neues bringen. Beim Anblick von hinten und medial sieht man die Anlage in flachem Bogen ziemlich gerade dahinziehen. An das kurze Halsstück schliesst sich das mit drei kleinen Warzen besetzte Endstück an. Diese kleinen Warzen entsprechen den Knospen des mikroskopischen Bildes und sind demnach der Beginn der Ramifizierung. Die Knospen sind gleichmässig an den Enden des Epithelganges angeordnet, die äussere obere erscheint wohl ein wenig grösser, doch meine

ich, kann man auf diesen Befund hin noch keine Unterschiede unter den einzelnen Knospen und somit unter den einzelnen Epithelgängen annehmen.

Das erste Auftreten der Parotis, die vor der Sublingualis, aber nach der Submaxillaris in die Entwickelung eintritt, wie ganz allgemein von den Autoren, wenigstens in bezug auf Mensch und Schwein, angegeben wird (was sich nach den vorliegenden Untersuchungen auch für die Maus bestätigt, da schon im vorhergehenden Stadium die erste Differenzierung wenigstens in einem Schnitte gesehen werden konnte), ist zunächst für die Entwickelung der Submaxillaris ohne Bedeutung. Ganz anders liegen die Verhältnisse in bezug auf die Sublingualis, denn das ist unter allen Organen der Umgebung dasjenige, das auf die Entwickelung der Drüse bei weitem am meisten Einfluss ausübt, wie aus der Untersuchung hervorgehen wird. Hier darf vielleicht ganz kurz auf einen Unterschied gegenüber dem Schweine hingewiesen werden, wo die Sublingualis keine, die Parotis aber sehr weitgehende Beziehungen zur Submaxillaris unterhält; es ist das auch wieder auf die hier fehlende Kreuzung zurückzuführen, wodurch bei der Maus die Submaxillaris immer medial gelegen bleibt.

Stadium IV. (Max.) Wenn man ein Stadium untersucht, das nicht viel älter ist als das vorhergehende, dann findet man, dass die Knospenbildung und die Einkerbungen, die die Gestalt der Epithelzüge als Ganzes verändern, allenthalben rege einsetzen. Der Epithelzug selbst ist länger und dicker geworden, der Endteil ist stärker und breiter als zuvor, und auf Querschnittbildern sieht man allenthalben Aussparungen und Einkerbungen; dennoch ist es bis jetzt nicht zur Bildung einer typischen Knospe oder eines gut charakterisierten Terminalstückes gekommen.

Hier in diesem Stadium gibt uns das Modell nun ganz gute Aufschlüsse über manche Fragen, die wir an Querschnitts-

bildern allein nicht lösen können. Es ist ja eben der grosse Vorzug des Wachsplattenmodelles, dass es uns einen Einblick in die gegenseitigen Lagebeziehungen der einzelnen Epithelteile gibt, und man kann viele Fragen, wie z. B. den Verlauf des Hauptganges zum Mundboden, hier mühelos ablesen,

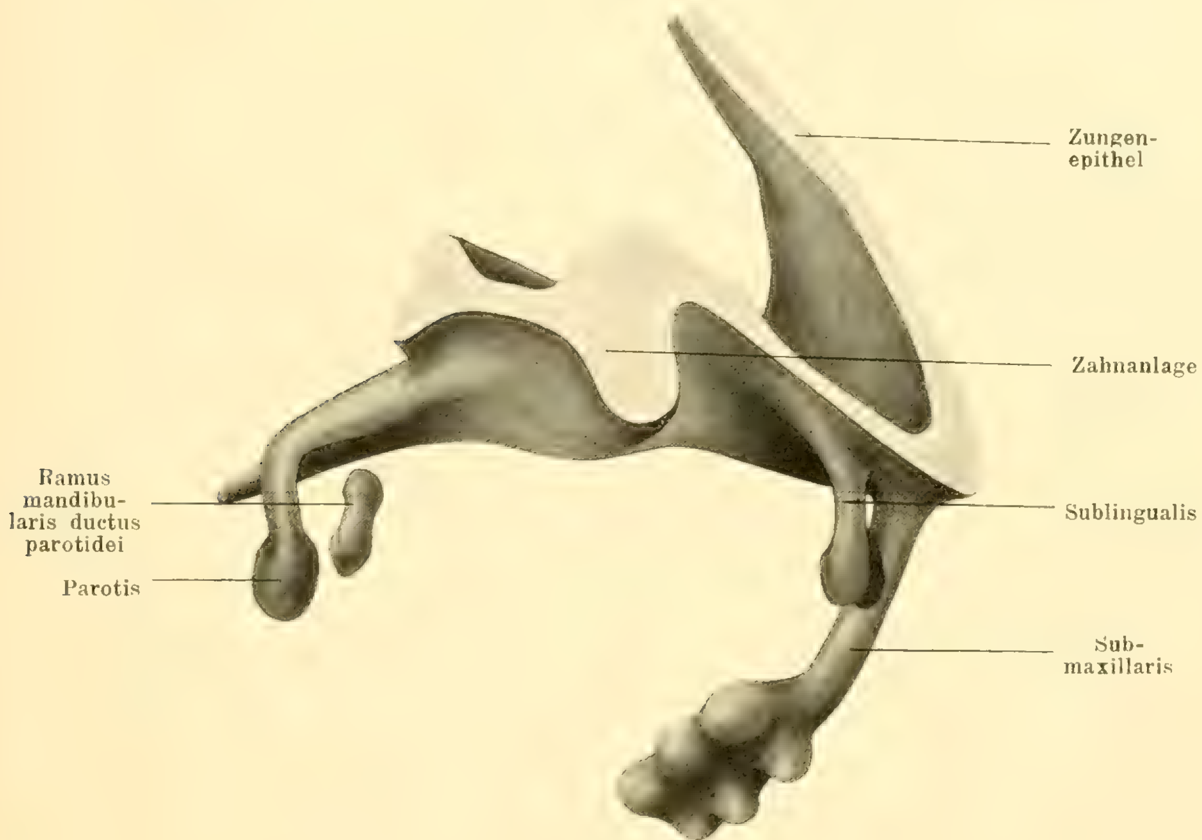



Fig. 5.
Modell des Stadiums IV. Vergrösserung ca. 75fach.
Ansicht von lateral und hinten.

während, wenn man es aus den mikroskopischen Bildern allein sich „im Geiste rekonstruieren" wollte, man doch im besten Falle nur zu einer ziemlich unklaren Vorstellung kommen würde. So zeigt uns denn das Modell Folgendes: Von der Rinne ausgehend (Fig. 5), die Zunge und Wangenpartie trennt, läuft in flachem Bogen nach hinten, aussen und unten der in seinem oberen Teile überall ziemlich gleich starke Epithelstrang. Ein

Parallellaufen mit dem Epithelbelag der Mundhöhle auf eine weitere Strecke hin, wie man es in späteren Stadien so typisch findet, ist hier nicht vorhanden. Es ist demnach das Wachstum nach vorne, das offenbar mit der Bildung der Gesichtspartie und der Umwachsung der Zunge in Zusammenhang steht, hauptsächlich einer späteren Zeit vorbehalten, während das Verlagern des Endteils nach der Seite und in die Tiefe hinein jetzt schon in vollem Gange ist. Dies muss sich im Verlaufe der Weiterentwickelung immer mehr herausbilden, denn beim erwachsenen Tier ist der Abstand der beiden Ausführwege voneinander so gross wie die ganze Breite der Kiefer, das kann natürlich nur durch ein ganz ausgesprochenes Wachstum nach lateral erreicht werden, und es ist interessant, dass dies schon in einem so frühen Stadium gesehen werden kann, freilich werden hier auch passive Verhältnisse eine bedeutende Rolle spielen, indem der Endteil mit der Umgebung zusammen verlagert wird.

Dieser Endteil, aus dem einst das sezernierende und sammelnde System wird, nimmt am Modell etwas mehr als ein Drittel des ganzen Gebildes ein, und zeigt jetzt schon so typische Warzen und Höcker und dies in einer so charakteristischen Lage, dass man in ihnen ohne Mühe die einstigen Endkolben erkennen kann. Als eigentliche Endkolben kann man diese Bildungen aber noch immer nicht bezeichnen, denn für diese ist es charakteristisch, dass sie als rundliche resp. kugelige Vorwölbung mittels eines schmalen Halses dem zugehörigen Epithelteil aufsitzen, das ist in dem vorliegenden Stadium nun noch nicht der Fall, denn die Warzen und Buckel zeigen noch keinen Halsteil. Die Sprossbildung beginnt hauptsächlich auf der hinteren Wand des Endteiles, und zwar können hier zurzeit sechs gezählt werden, die einigermassen symmetrisch liegen, und alternierend bald nach medial, bald nach lateral zu stehen; auf der vorderen Wand findet sich eigentlich nur

ein kleiner und viel unbedeutenderer Buckel. Am Ende der Bildung steht nicht eine Terminalknospe, sondern das letzte Buckelpaar bildet gewissermassen den Abschluss. Dieser allerletzte Teil der Drüsenanlage ist ein wenig nach vorne geneigt. Die einseitige Ausbildung der Endknospen konnte auch seinerzeit beim Schweine gefunden werden: „Die [1]) ersten Knospungen liegen vorzugsweise auf der vorderen und hinteren Wand des Aufganges, weniger auf der oberen und unteren.“ Beim Schweine fehlte die Krümmung nach vorne zu, es entspricht also der obere Teil der Submaxillaris des Schweines dem hinteren Abschnitt der betreffenden Drüse bei der Maus und der untere Abschnitt der Schweinedrüse dem vorderen Abschnitte der Mäusedrüse. Damals zeigte sich, dass der obere Abschnitt immer im Wachstum voran war, und wenn hier der hintere Abschnitt jetzt eine Weiterbildung zeigt als der vordere, dann sind das genau dieselben Verhältnisse.

Es macht auf mikroskopischen Schnittbildern den Eindruck, als ob der Prozess der Knospenbildung an den distalen Teilen des Abschnittes mit Macht einsetzen will. Angesichts dieses Vorganges, der, wie wir wissen, für die ganze folgende Entwickelung der Drüse von hervorragender Bedeutung ist, muss notwendigerweise die Frage auftauchen, welches die treibende Kraft ist, die gerade an dieser Stelle eine so typische Veränderung am Epithelstrang entstehen lässt, dass Vorbuchtungen und Einkerbungen sich so zahlreich entwickeln. Irgendwelche Veränderungen, die man hierfür verantwortlich machen könnte, kann man nicht sehen, denn auch das Bindegewebe, das, wie weiter unten gezeigt wird, einen nicht zu unterschätzenden Einfluss auf die Epithelien ausübt, ist noch so homogen wie zuvor, und es erscheint in diesem Zustande absolut nicht berufen, solche prinzipiell wichtigen Verände-

[1]) cf. Nr. 42. S. 23. Z. 9 v. u.

rungen bewirken zu können. Man hat versucht, die Gefässe heranzuziehen, doch scheint das nicht zutreffend, weil die Gefässentwickelung selbst noch zu sehr in den Anfängen steckt und nur ganz dünne Kapillaren in der nächsten Umgebung der Drüsenanlage gefunden werden; und selbst wenn stärkere Äste da wären, dann ist es auch schwer zu sagen, ob diese Gefässe die Veranlassung zu Seitenzweigen und Sprossungen bilden, oder ob sie nicht vielmehr derenthalben entstanden sind, weil das rege Wachstum dieser Epithelgebilde eine reichliche Ernährung mit frischem Blute nötig macht. Es ist ja gerade kein sehr erhebendes Gefühl, sagen zu müssen, dass man den Grund für einen bestimmten Prozess nicht kenne, aber es ist meiner Meinung nach besser, dies einzugestehen und es berufeneren Leuten zu überlassen, die Lücken in unserem Wissen auszufüllen, als eine Erklärung gewaltsam aufstellen zu wollen, der man das Unnatürliche nur zu leicht anmerkt. Das kann zu Irrtümern und weitgehenden Fehlschlüssen führen.

Die Kräfte, die bei der Entwickelung eine Rolle spielen, erkennen wir immer nur an den Veränderungen, die sie hervorrufen, sie selbst können wir nicht sehen, und dürfen auch nur so weit einen Schluss ziehen, indem wir sagen, hier handelt es sich um mechanische Kräfte, und hier wiederum um solche biologischer Art. Da uns letztere dem wirklichen Wesen nach ganz unbekannt sind, so wird man vielleicht die mechanischen allzu häufig zur Erklärung heranziehen. Wenn im Folgenden in dieser Richtung vielleicht zu viel geschehen sein sollte, dann muss das auf das eben Gesagte zurückgeführt werden. Ich bin mir wohl bewusst, nichts Abgeschlossenes geben zu können und sehe auch ein, dass viele Erklärungen einer festeren Stütze bedürfen, als ich sie gefunden habe. Flint hat seinerzeit auf die mechanischen Verhältnisse mit Nachdruck hingewiesen und besondere Druck- und Spannungsverhältnisse heranzuziehen gesucht. In vielen

Punkten muss ich ihm beipflichten und habe daher auch im Folgenden immer auf die mechanischen Verhältnisse geachtet. Dieser Autor scheint mir aber doch ein wenig zu weit zu gehen, wenn er schreibt: „Bei [1]) der Lösung von Fragen, die einem angesichts dieser komplizierten Phänomene aufsteigen (Studium der Lage- und Strukturverhältnisse der Submaxillaris), heisst es, immer nach den einfachsten physikalischen und chemischen Erklärungen, weniger nach denen, die auf Lebensvorgängen beruhen, forschen."

Stadium V. (Haenlein.) Die wesentlichste Veränderung, die wir im nächsten Stadium finden, ist die Ausbildung der Endknospen, die aus den Buckeln und Warzen auf die ganz einfache Weise entstehen, dass nämlich ein schmaler dünner Halsteil sich zwischen Gang und Anschwellung einschiebt. Dadurch wird zugleich offenbar, dass diese Knospe bis zu einem gewissen Grade ein selbständiges Gebilde geworden ist, das nun genau so wie der einheitliche Epithelzapfen des Anfangsstadiums ein einigermassen selbständiges Bildungs- und Wachstumszentrum darstellt. Das wird noch deutlicher, wenn sich derselbe Vorgang, den wir hier beobachten können, dann später noch einmal wiederholt. Denn wie zu Anfang der einheitliche Epithelstrang in die Tiefe wuchs und dann Seitensprossen bildete, so dringt jetzt die Seitensprosse in die Tiefe und lässt ihrerseits wieder später Äste entstehen. Dieser Parallelismus findet dann auch im Verhalten des Bindegewebes eine weitere Ausbildung, einen Punkt, auf den weiter unten näher eingegangen werden soll. Die Endknospen liegen anfänglich dicht beieinander, meist nur durch geringe Bindegewebsmassen getrennt, an manchen Stellen berühren sie sich direkt und beeinflussen sich so in ihrer Form, dass sie mitunter länglich erscheinen. Es besteht ohne Frage

[1]) cf Nr. 16. S. 67. Z. 1 v. o.

die Tendenz, die Endkolben peripher zu stellen, während der Ausführungsgang selbst eine mehr zentrale Lage einnimmt. Durch dieses Nachaussensenden der Endknospen soll gewissermassen der für die Drüse durch das Bindegewebe präokkupierte Raum besetzt werden, denn in dem Masse wie die Epithelgänge an Umfang zunehmen, erfüllt das Bindegewebe seine Bedeutung als transitorisches Füllmaterial.

Die periphere Anordnung der Endkolben, die erst dann aufgegeben wird, wenn Raummangel eintritt, scheint sich all-

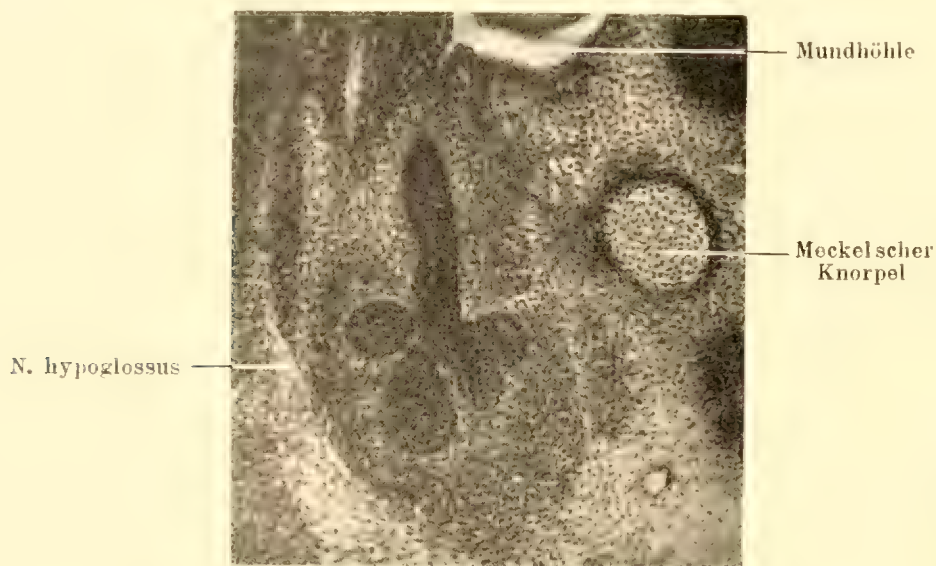



Fig. 6.

gemein zu finden, denn auch beim Schweine konnte dies, ja sogar in noch charakteristischerer Weise, gesehen werden. Hier war man in der Lage, bis zu einem bestimmten Punkte der Entwickelung mit Sicherheit zu sagen, dass die peripheren Epithelhaufen Endkolben, die zentralen aber Teile des ausführenden Systemes seien.

Die Basis des jetzigen Aufbaues der Drüse kann man zurückführen auf Fig. 6, das einen Schnitt durch den hinteren Teil der Drüse darstellt, während Fig. 6a die Gesamtverhältnisse schematisch wiedergibt. Schon früher war bemerkt

worden, dass die Entwickelung der Drüse nach vorn zu weitergehen wird, und das ist jetzt noch deutlicher geworden. Man sieht im Bilde den von oben herabkommenden gebogenen Hauptgang, an dessen Ende sich mehrere Knospen finden. Wenn man sich zu diesen noch einige hinzudenkt — denn alle sind nicht in einer Bildebene gelegen — und sich auf diese Knospen dann Epithelgänge aufgesetzt denkt, die nach vorne resp. hinten ziehen, dann hat man das Bild des Modelles vor sich. Man sieht an diesem, dass der ganze Endteil be-

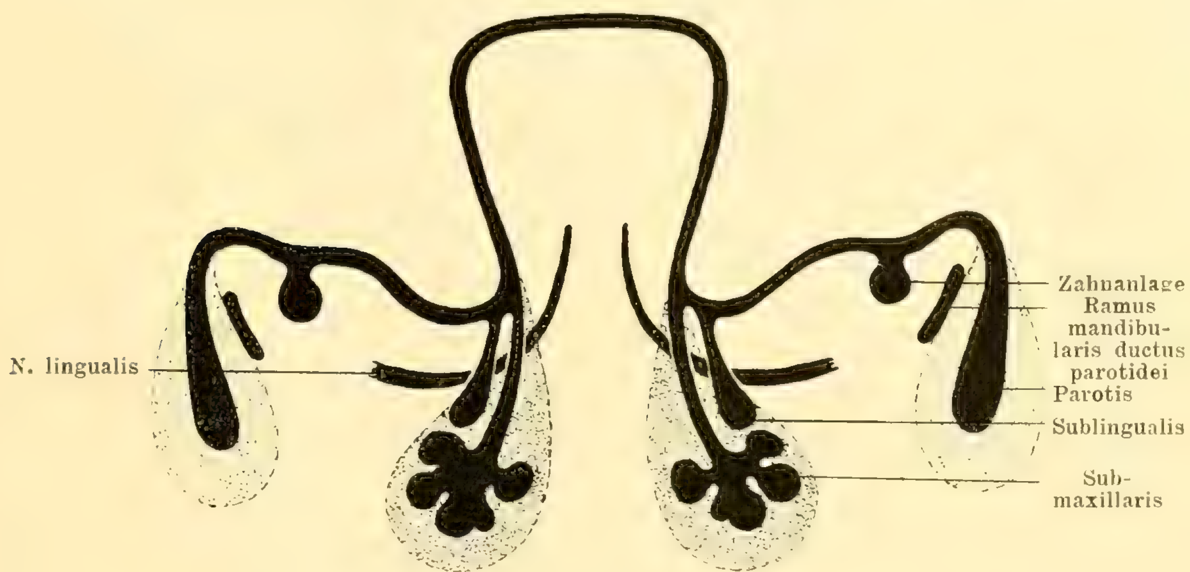



Fig. 6a.
Schematische Zeichnung des Stadiums V. Vergrösserung ca. 47 fach.

deutend an Umfang zugenommen hat, während ein besonderes Längenwachstum des Hauptganges nicht nachgewiesen werden kann. Der Hauptgang durchzieht die ganze Anlage, ziemlich gerade verlaufend, und wenn man sich durch ihn eine Ebene gelegt denkt, so, dass ein möglichst grosser Teil von ihm da hineinfällt, und so, dass die Zunge von dieser Ebene senkrecht getroffen wird, dann bildet diese Ebene eine Art Scheidewand zwischen dem vorderen und dem hinteren Abschnitt der Drüse, denn von hier aus dringen nun in beiden Richtungen die Epithelzapfen in die Umgebung ein.

Stadium VI. (Alex.) Wenn wir als nächstes Stadium einen Embryo untersuchen, der um 2 mm länger ist, als der zuletzt genannte, also eine Gesamtlänge von 25 mm zeigt, dann finden wir gegenüber den letzten Befunden eigentlich nur geringe Veränderungen. Der bogenförmige Gang hat eine langgestreckte Form angenommen und kommt so seiner Bestimmung, dereinst das Produkt der Drüse nach der Mundhöhle ableiten zu müssen, langsam näher, vielfach zeigt er schon die



Fig. 7.

Lagebeziehungen zu seiner Umgebung, die im weiteren Verlaufe nur noch mehr ausgebaut werden brauchen, um in die definitiven überzugehen, so läuft ein nicht unbedeutender Teil des Ganges unter dem Mundbodenepithel parallel zu diesem dahin, um am Ende dieser Strecke ziemlich scharf nach unten umzubiegen, also ein Zustand, den man auch später findet. In dieser Biegung sieht man bei älteren Embryonen den Musculus mylohyoideus, und sein freier Rand ist dann gewissermassen das Hypomochlion, um das herum der Gang nach vorn umbiegt. Es sind auch die nachbarlichen Beziehungen

zum Ausführungsgang der Sublingualis in der weiteren Ausbildung begriffen.

Die Knospenbildung und Sprossung zeigt eine geringe Weiterentwickelung, insofern die Endknospen noch besser abgesetzt sind, weil der Halsteil länger geworden ist (vgl. auch Fig. 7). Die Trennung des Bindegewebes vom Epithel ist überall leicht durchführbar, bietet von jetzt an auch in späteren Stadien keine Schwierigkeiten, ebenso wie man morphologisch die einzelnen Teile der Anlage gut voneinander trennen kann. Ein Punkt erleichtert dies ganz wesentlich, speziell die Bestimmung der Stelle, wo der Gang in den sezernierenden und sammelnden Teil übergeht, das ist nämlich das Verhalten der Kapsel, insofern der eigentliche Drüsenabschnitt von einem speziellen Bindegewebspolster umgeben ist, das dem Ausführungsgange mangelt, ein Punkt, auf den weiter unten näher eingegangen werden soll (cf. Bindegewebe). Kurz ehe der Epithelgang in dieses Bindegewebspolster eintritt, beschreibt er einen nach medial offenen Bogen, den er noch ein Stück weit innerhalb fortsetzt; auf diese Weise wird erreicht, dass die ganze Anlage weiter medial zu liegen kommt, als es nach der ursprünglichen Wachstumsrichtung zu vermuten war. Dicht unterhalb der Stelle, wo der Gang nach unten umbiegt, um jenen zweiten Bogen zu beginnen, fängt er an, ganz bedeutend an Umfang zuzunehmen, und erreicht seinen breitesten Teil ziemlich am Ende.

Die Endstücke sind alle ziemlich gleich gross und unterscheiden sich nur wenig voneinander, sie haben alle knopfförmige Gestalt und einen Durchmesser, der annähernd dem gleich ist, den der Gang ein wenig oberhalb erkennen lässt, auch sind sie schön peripher gestellt, radiär um das Ende des Ganges gruppiert und durch Bindegewebe voneinander getrennt. Sie kommen zur Zeit an keiner Stelle einander so nahe, dass gegenseitige Beeinflussungen gesehen werden könnten.

Es ist wohl anzunehmen, dass diese Endknospen untereinander gleichwertig sind, wenigstens kann man keine einzige als direkte Fortsetzung des Epithelzuges auffassen, und daraufhin etwa eine Ungleichheit basieren. Durch Vergleiche der beiden Seiten des Embryos haben sich auch keine neuen Gesichtspunkte ergeben, man findet genau das nämliche, wenn auch die einzelnen Bilder wegen der Verschiedenheit der Ebenen, in der die betreffenden Stellen getroffen sind, nicht direkt miteinander zur Deckung gebracht werden können.

Während sich diese Verhältnisse herausbildeten, sind auch an der Zunge Veränderungen eingetreten, die uns nur so weit interessieren, als es sich um die Unterwachsung dieses Organes handelt, denn dadurch wird auch die Einmündungsstelle der Drüse beeinflusst. Es ist bekannt, dass beim erwachsenen Tiere die Mündung der Submaxillaris und Sublingualis sich an einer Stelle findet, wo die Zunge frei in die Mundhöhle hineinragt und nicht mehr mit dem Mundboden verwachsen ist; da sich nun zu Anfang andere Verhältnisse finden, so muss auf Veränderung in dieser Richtung immer geachtet werden. Es zeigt sich nun, dass die Zunge durch Umwachsung von der Seite und durch Strecken in die Länge immer mehr frei wird, indem die Epithelien sich weiter nach medial vorschieben, sich in der Mitte vereinigen und auf diese Weise die Zunge von ihrer Unterlage abheben. So kommt es denn, dass jetzt die Mündung der Drüse nicht mehr lateral der Zunge, sondern schon unter ihr zu finden ist, wenn freilich auch noch nicht an dem Punkte, den wir als den definitiven ansehen müssen. Eine Vereinigung der Mündung der Submaxillaris und Sublingualis ist nicht eingetreten, und entsprechend dem Befunde, dass jetzt die Mündungen beider Drüsen weiter voneinander entfernt liegen wie zuvor, kann man nicht annehmen, dass dieses noch erreicht wird. Die Mündung der Submaxillaris geschieht ziemlich plötzlich, in-

dem der bis dahin unter dem Mundhöhlenepithel dahinziehende Strang kurz nach oben umwendet und zugleich damit sein Ende findet.

Stadium VII. (Hahn.) Wenn bislang die Drüse sich noch ziemlich frei nach allen Seiten hin entfalten konnte, weil

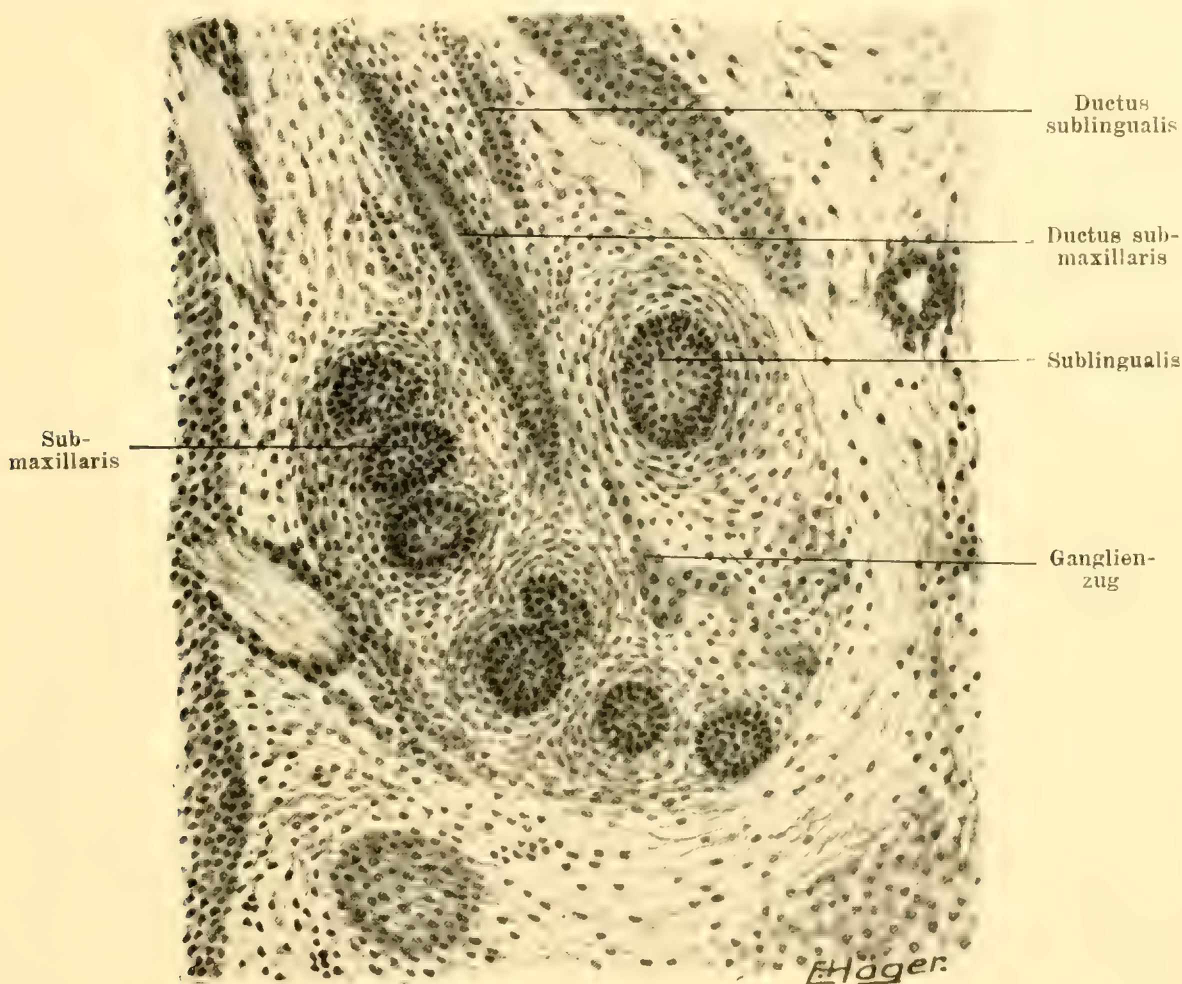



Fig. 8.

die Nachbarorgane noch zu weit entfernt waren, um einen Einfluss auf die Gestaltgebung ausüben zu können, so ändert sich das jetzt schon ganz bedeutend, denn die Sublingualis beginnt an Umfang zuzunehmen, und da sie sich von lateral an die Submaxillaris anlehnt, und sich auch in der Richtung nach dieser hin weiter entwickelt, so erscheint es nicht wunderbar,

wenn der Ausbreitung der Submaxillaris in dieser Gegend ein Riegel vorgeschoben wird. Dass die Beziehungen der beiden Drüsen sehr innige sind, dass sie sich viel näher stehen wie z. B. die Drüsen beim Schweine, erhellt u. a. aus dem Umstande, dass ein Teil der Sublingualis tief in das Bindegewebspolster der Submaxillaris eingebettet gefunden wird, dass also die Submaxillaris einen Teil des ihr zur Verfügung stehenden Raumes an ihre Nachbardrüse abgeben muss. Einfache mechanische Vorgänge erklären dann ganz leicht den Befund, dass nach lateral die Knospenbildung eine andere sein muss, wie nach medial. Scheinbar symmetrische Bilder der Submaxillaris erfahren dadurch eine ganz andere Deutung, denn wenn wir in Fig. 8 die Endkolben scheinbar ziemlich gleichmässig verteilt finden, so ist die Entwickelung der Drüse an dieser Stelle dennoch eine ganz einseitig mediale, weil der eine laterale Endkolben nicht der Submaxillaris, sondern der Sublingualis angehört (vgl. auch Fig. 8a, die schematisch die Verhältnisse dieses Stadiums zeigt). Das wird nun noch dadurch kompliziert, dass jetzt der Endteil der Drüse, ausser der Biegung nach medial, auch noch eine Krümmung nach aussen durchmacht, wenngleich der Bogen zurzeit auch noch sehr unbedeutend ist, so ist das dennoch ein Punkt, der für die weitere Entwickelung nicht ohne Bedeutung ist.

Das Prinzip der Peripherstellung der Endknospen ist noch deutlich zu erkennen (Fig. 9), die in der Mitte gelegene Zellanhäufung ist ein Teil des ausführenden Systemes, das andere sind Endkolben. Der Aufbau der Drüse kann (nach den Schnittbildern) folgendermassen geschildert werden: Der Ausführungsgang zieht von hinten her fast durch die ganze Drüse hin bis in ihre vordersten Teile; von diesem Gang (Hauptgang, der im Hauptseptum verläuft) gehen nun Seitengänge aus, Äste erster Ordnung, die sich unter einem grossen Winkel von dem Hauptgange trennen. An diesen Ästen sitzen dann mittels eines

Zwischenstückes die Endkolben. Wenn nun jetzt der Aufbau einigermassen deutlich erkannt werden kann, dann ist es später nicht mehr in dem Masse der Fall, weil neue Knospen sowohl aus dem Hauptgange, wie auch aus den Seitenästen und Zwischenstücken hervorgehen, und auch weil die Knospen sich teilen. Dadurch entstehen neben neuen Endstücken auch

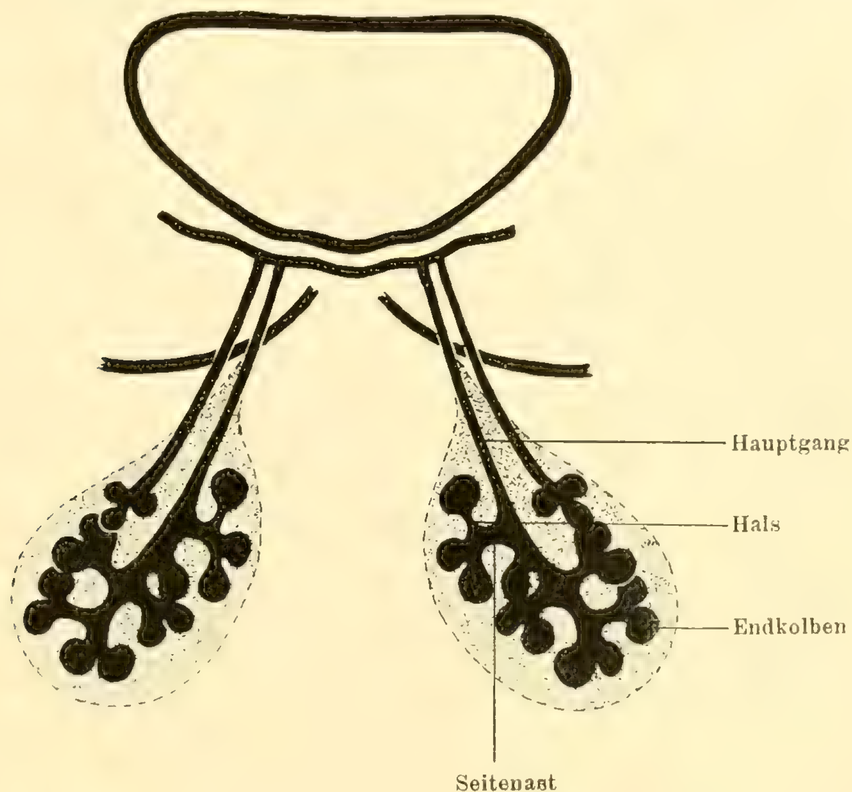



Fig. 8a.
Schematische Zeichnung des Stadiums VII. Vergrösserung ca. 45 fach.

die Gänge höherer Ordnung. Es kommt hinzu, dass die einzelnen Epithelteile, um einander ausweichen zu können, Biegungen aller Art ausführen müssen und so die ursprünglich einfache Verlaufsrichtung kompliziert wird. Auf diese Weise wird dann freilich der ganze Aufbau gleichmässiger, indem die einfache periphere Stellung der Endkolben resp. die zentrale der Ausführwege nicht mehr so gut innegehalten werden kann, und so Epithelteile der verschiedensten Provinienz und Funktion nebeneinander zu liegen kommen.

Das tiefe Eindringen des Hauptganges ist schon ein definitives Bild, denn Chievitz[1]) schreibt: „In der Glandula submaxillaris fand ich an elf Exemplaren stets einen Hauptgang, welcher als Fortsetzung des Ductus Wharton. durch die ganze Drüse bis an das untere Ende hinabging, wobei er sich der medialen Fläche etwas näher hielt.“ Auch das Prinzip des Etagenbaues ist nichts Neues, denn beim Schwein fand sich ein ähnliches, wenn auch die Einzelheiten hier andere sind. „Die[2]) anfänglich beschriebenen, als Endknospen bezeichneten, einander gleichwertigen Endteile des Ausführungsganges werden

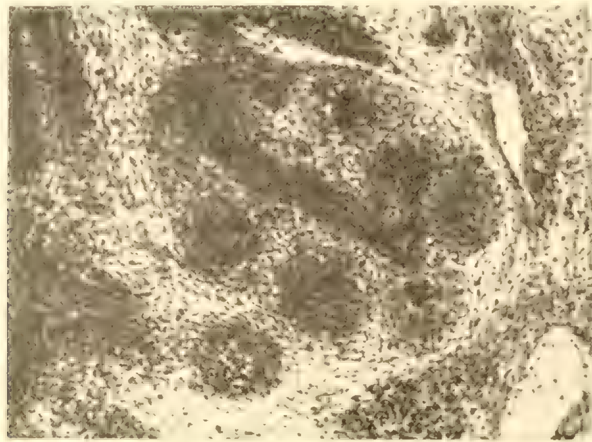


Fig. 9.

zur Basis des gesamten Aufbaues, und von ihnen geht die hauptsächlichste Zahl der Seitenzweige ab. Sie lassen sich mehr oder weniger deutlich durch die ganze Breite der Drüse hin verfolgen. Man kann sich beide, nachdem sie durch weiteres Wachstum zu ansehnlichen Epithelstreifen herangereift sind, miteinander verbunden und durch sie eine gemeinsame Ebene gelegt denken; diese würde dann eine Art Äquatorialebene bilden, doch freilich mit dem Unterschied, dass sie das Ganze nicht in zwei annähernd gleiche Hälften teilt, da ja der obere,

[1]) cf. Nr. 13. S. 406. Z. 13 v. o.
[2]) cf. Nr. 42. S. 26. u. 27.

wie zuvor gezeigt der kleinere, der untere aber der grössere ist. Von diesen beiden Epithelstreifen gehen in gewissen Abständen voneinander, die nicht immer gleich sind, Sprossen von verschiedenem Umfange aus, denen allen das eine gemeinsam ist, dass sie senkrecht oder annähernd senkrecht auf ihrer Basis stehen. Auch jetzt kann man noch die Beobachtung machen, dass vorwiegend an einander gegenüber liegenden Punkten die Sprossen entspringen, doch wird dies im weiteren Wachstum immer weniger deutlich, da zwischen den einzelnen Sprossen neue kleinere entstehen.

Auffallend ist, dass der Querschnitt der einzelnen Sprossen und Seitenzweige ziemlich gleich gross ist, offenbar unabhängig von der Menge der Knospen und Abzweigungen zweiten Grades, die von ihnen ihren Ausgang nehmen. Die Enden eines jeden Epithelzuges, mag er nun aus den Epithelstreifen direkt oder von einem aus diesen hervorgegangenen Gebilde seinen Ursprung nehmen, ist verdickt, knopfähnlich. Unterhalb dieses Knopfes findet sich mehr oder weniger deutlich eine etwas schmälere Stelle, ein Hals.

Die von den Epithelstreifen ausgehenden Sprossen senden alle Zweige ab, die sich senkrecht zu ihnen, also annähernd parallel zu der Äquatorialebene ausbreiten, und indem nun diese neuen Gebilde sich in derselben Weise verzweigen, indem also auch hier wieder Seitenzweige mit eigenen Sprossen ausgehen, wird der Bau immer komplizierter und gleichzeitig wird der vorhandene Raum dadurch, dass die einzelnen Teile sich in verschiedenen Ebenen ausbreiten, immer mehr ausgenützt. Der so erhaltene etagenförmige Aufbau ist nicht in allen Teilen der Drüse gleich deutlich, besonders nicht da, wo der Platz schon an sich ein wenig beschränkt ist, also in dem oberhalb der Äquatorialebene gelegenen Abschnitte."

Dieser Etagenbau kann mit dem vorliegenden Falle nur bis zu einem gewissen Grade verglichen werden, denn ein Modell,

das die Verhältnisse deutlich erkennen lässt, zeigt folgende Beziehungen: Vom Endteil des Hauptausführungsganges geht ein nach oben und unten verlaufender Querbalken ab, der unter mehr weniger spitzem Winkel eine Reihe Epithelschläuche aussendet, die zum Teil nach unten und vorne, zum Teil nach hinten und oben verlaufen. Diese ziehen zum grössten Teil parallel zu der Richtung, die der Abschnitt des Hauptausführungsganges zeigte. So wird denn diese einmal gegebene Verlaufsrichtung, wenigstens indirekt, beibehalten, freilich nur auf die Weise, dass ein anders verlaufendes Stück eingeschoben worden ist. Wenn das nun auch kein so deutlicher Etagenbau ist, wie man ihn beim Schweine findet, ja wenn man, von diesem Präparate ausgehend, vielleicht denselben niemals erkannt hätte, so muss man doch nach Vergleich der beiden Modelle sagen, dass eine weitgehende Ähnlichkeit im Aufbau beider Drüsen besteht. Die letzten Epithelgänge werden nach der Peripherie zu immer voluminöser und erreichen schliesslich einen Durchmesser, der den des Hauptganges ganz bedeutend übertrifft.

Stadium VIII. (Karl a.) Sobald sich eine bedeutendere Anzahl von Endknospen gebildet hat, macht sich das Prinzip immer mehr bemerkbar, nach dem jene angeordnet werden. Man sieht, wie die Endknospen, von denen eine immer grössere Zahl wie zuvor in einem Schnitt vereint gefunden wird, sich um das Ende des Epithelganges gruppieren, gewissermassen den Abschluss dieses bildend, demzufolge ordnen sie sich natürlich an der Peripherie des zur Verfügung stehenden Raumes an, während durch die Mitte der Epithelstrang selbst ziehen muss, zu den einzelnen Knospen Seitenäste abgebend, so den Zerfall der Drüse in einzelne, unten einander gleichwertige Bezirke andeutend. Bei dem früheren Stadium war das nicht so deutlich, denn die Anzahl der Endknospen war gering, und da sie alle ziemlich gleichmässig um den Epithel-

zug angeordnet waren, so ergab es sich denn von selbst, dass jener mehr in der Mitte lag. Die Verbindungsstränge der Endknospen mit dem Hauptgange sind entsprechend der Vergrösserung des ganzen Organes länger geworden und lassen sich deutlich als Seitenteil erkennen, als seine Zweige, die ihm nicht gleichwertig sind. Die Zahl der Endknospen ist gewachsen und mithin auch die Zahl jener Verbindungsstücke.

Der Raum, der der Drüse zur Verfügung steht, ist von Anbeginn der Entwickelung an okkupiert gewesen durch eine Bindegewebsanhäufung, und indem die Drüse die einzelnen Knospen weit peripher stellt, zeigt sie sich bestrebt, den ihr zur Verfügung stehenden Raum möglichst für sich in Anspruch zu nehmen und zu besetzen. Ein ähnliches Verhalten findet man auch bei der Submaxillaris des Schweines, und auch die Parotis jenes Tieres lässt etwas Verwandtes, wenn auch in anderer Weise, erkennen. Schon hieraus geht hervor, dass eine grosse Übereinstimmung in der Bildung anatomisch gleichwertiger Organe gefunden wird.

Der Winkel, unter dem Äste sich voneinander lösen, ist sehr verschieden, in der Mehrzahl der Fälle ist er spitz. Diese Verhältnisse werden dadurch komplizierter, dass man auch rückläufige Äste beobachtet, ferner kommt hinzu, dass sowohl Hauptast als auch Seitenäste mitunter im Bogen verlaufen. Letztere speziell dann, wenn sonst eine Vereinigung unter einem Winkel stattfinden würde, der dem guten Abfluss des Sekretes im Wege stünde. Dass der Hauptast gegenüber den früheren Stadien eine ganz bedeutende Veränderung durchgemacht hat, erhellt allein schon daraus, dass man jetzt ein ganz deutliches Lumen findet, das sich auf eine lange Strecke, sogar bis in die Seitenäste verfolgen lässt. Es ist also aus dem soliden Strang früherer Zeiten eine Röhre geworden, und dementsprechend sind auch die Bilder, die man erhält. Dies ist auch

noch in einer anderen Beziehung von Wert, insofern nämlich, als es uns erkennen lässt, dass die runden Zellanhäufungen, die man in der Mitte der Drüsenanlage allenthalben findet, keine Endknospen, sondern Querschnitte des Hauptganges resp. der von ihm ausgehenden, allerdings zum Teil noch lumenlosen Nebenäste sein können. Das ist für die Beurteilung der Drüse nicht ohne Wichtigkeit, denn wenn später der Raum beschränkter wird, dann findet man allenthalben Endknospen und Seitenäste durcheinander, eben nur ein Ausdruck der zunehmenden Kompliziertheit der mechanischen Verhältnisse.

Zu der jetzigen Zeit hat nun die erste wirkliche Läppchenbildung eingesetzt, und wenn auf diese Weise noch keine ganz einheitlichen Räume geschaffen werden, dann ist es doch für die weitere Entwickelung der Drüse von enormer Bedeutung, insofern hier zuerst jene Korrelationen bemerkbar werden, die zwischen Epithel und faserigem Bindegewebe bestehen, und zwar in einem Sinne, dass letzteres formgebend auf ersteres einwirken kann. Diese Anlage der Septenbildung geschieht naturgemäss um die einzelnen Endkolben und die damit in Zusammenhang stehenden Seitenzweige des Hauptganges, und ist zu Anfang eine ganz allgemeine. Nach der Mitte zu, da wo der Hauptgang verläuft, stehen die einzelnen Läppchen miteinander in Verbindung. Hieraus ergibt es sich denn auch, dass man mitunter die Seitenzweige strahlenartig vom Hauptgang ausgehen sieht, und es erinnert das Bild dann an einen Stern. Durch diese Septenbildung tritt plötzlich ein bedeutender Umschwung in der ferneren Entwickelung ein, denn wenn bisher die ganze epitheliale Bildung als einheitliches Zentrum im Mittelpunkte stand, treten an diese wichtige Stelle jetzt die Epithelendknospen; um sie, und um die, an jene sich anschliessenden Verbindungsstücke, gruppiert sich das Bindegewebe, und stempelt so die einzelnen Teile zu neuen Wachstumszentren. Dass nun auch der Raum anfängt beschränkter

zu werden, kann an einer ganzen Reihe von Faktoren gesehen werden, die massgebend für die äussere Form der Drüse sind, das hängt jedoch meist mit den Organen der Umgebung zusammen und wird daher an jener Stelle abgehandelt werden. Wichtig ist hier nur noch, dass die Ausführungsgänge der Submaxillaris und Sublingualis dicht beieinander liegen und in diesem gegenseitigen Verhältnis eine lange Strecke weit dahinziehen. Die nachbarschaftlichen Beziehungen werden so innige, dass sie sich in ihrer Form beeinflussen, sie werden flach und der Querschnitt erscheint nicht mehr ganz rund. Trotz alledem kommt es dennoch zu keiner Verschmelzung der Mündungen, denn auch in diesem Stadium finden wir wieder zwei voneinander getrennte punktförmige Öffnungen.

Stadium IX. (Otto.) Wie gross die Veränderungen sind, wenn die Gesamtlänge des Embryos um 2 mm zugenommen hat, zeigt uns das nächste Stadium. Alle die Verhältnisse, die bisher nur angedeutet waren, sind nun deutlicher und prägnanter geworden, und dank dem Umstande, dass auch die anderen Organe in ihrer Entwickelung vorangeschritten sind, finden wir jetzt vielfach einen Zustand, der in manchen Punkten schon ganz den bleibenden Verhältnissen gleicht. Da nun die Zunge schon so weit von den Seiten her umwachsen ist, dass sich eine wirkliche freie Zungenspitze findet, die, ohne mit dem Mundboden in Zusammenhang zu stehen, in die Mundhöhle hineinragt, so sehen wir auch die Ausmündungsstelle schon an einem Punkte, den wir, wenigstens in bezug auf die Zunge, als den definitiven ansehen können, denn während bislang die Mündung eben unterhalb dieser gefunden wurde, sehen wir sie von nun an am Ende einer feinen Leiste, die ihrerseits auch ganz unter der freien Zunge liegt. In der Mittellinie kommen die beiden Leisten einander ganz nahe, nur durch eine schmale Rinne getrennt, dadurch rücken auch die Einmündungsstellen der rechten und

linken Drüse dichter aneinander. Diese Veränderung gegenüber dem früheren Stadium ist sehr auffallend, denn während im allgemeinen die Organe der beiden Seiten mit zunehmendem Wachstum sich voneinander entfernen, behalten diese Stellen die ursprüngliche Lage, wenn sie nicht vielleicht sogar noch einander näher kommen. Demzufolge kann man wohl das mit einiger Sicherheit sagen, dass nämlich dieser Zustand nur möglich ist, wenn ausser einem Wachstum nach distal zum mindesten für den vorderen Teil des Ausführungsganges auch ein solcher nach vorn angenommen werden muss.

Nun läuft der Ausführungsgang unter der Zungenspitze nach dorsal ziemlich dicht unter der Schleimhaut, bis er dann dadurch, dass die Zunge sich mit dem Mundboden vereinigt, und auch durch die von unten her in die Zunge eintretenden Muskeln gezwungen wird, langsam nach lateral zu ziehen. Durch den Musculus mylohyoideus wird es ihm unmöglich gemacht, sofort in die Tiefe zu dringen, erst an dessen freiem Rande biegt er nach unten um. Gleich nach seinem Eintritt in jenen Bindegewebsraum, den wir als Kapsel kennen lernen werden, teilt er sich in mehrere Äste auf, die auch ihrerseits wieder Seitenzweige abgeben, an denen Endknospen sitzen.

Da nun auch die Seitenzweige erster Ordnung Endknospen tragen, ebenso wie die Zweige höherer Ordnung, so muss man primäre und sekundäre Endknospen unterscheiden. Die Trennung ist lediglich eine äussere, denn es sind alle Seitensprossen und mithin auch alle Endkolben untereinander gleich, ihnen allen kommt wohl ohne Frage die Aufgabe zu, in die Tiefe zu dringen und an geeigneten Stellen neue Seitenäste abzusenden. Es ist höchst wahrscheinlich, dass diese Endknospen noch nicht die definitiven sind und nur als transitorische Bildung der in die Tiefe wachsenden Epithelzüge aufgefasst werden müssen.

Da nun der Raum, den die Anlage für sich zur Verfügung

hat, nicht in dem Masse grösser wird wie die Epithelanlage, so können die Zweige dieser nun auch nicht mehr einfach strahlenartig angeordnet sein, sondern die einzelnen Epithelzüge krümmen sich immer mehr, dabei bald mit den einen, bald mit den anderen in nähere Berührung kommend, sie werden häufig dadurch gezwungen ihre Wachstumsrichtung zu ändern, und demzufolge findet man denn auch, dass die Endknospen nicht mehr regelmässig stehen. Es kommen dadurch bald gleichwertige, bald ungleichwertige Teile nebeneinander zu liegen, und es nähert sich so das Bild ganz bedeutend dem der fertigen Drüse, wo wir ja auch Endkolben, Sekretröhrchen, Schaltstücke etc. friedlich nebeneinander sehen. Dadurch, dass das innerhalb eines Läppchens gelegene Epithel sich vermehrt, ohne aber dass in gleichem Masse Raum gewonnen wird, muss eine Anhäufung von spezifischem Gewebe stattfinden, natürlich auf Kosten des Bindegewebes. Die Drüse nützt im weiteren Verlaufe ihrer Entwickelung „den[1]) ihr zur Verfügung stehenden Platz gründlich aus, indem sie hier möglichst alles mit ihrem spezifischen Gewebe erfüllt und anderen Geweben nur gerade so viel lässt, wie im Interesse ihrer Versorgung mit Gefässen und Nerven unbedingt erforderlich scheint".

Bei der Beurteilung von Querschnittsbildern muss man daher immer daran denken, dass auch die in der Mitte gelegenen Epithelanhäufungen Endknospen sein können, andererseits, dass Querschnitte des ausführenden Systemes weiter peripher gefunden werden als zuvor. Das ist offenbar nur der Ausdruck dessen, dass die Epithelzüge durch das Bindegewebe beeinflusst werden, indem man annehmen muss, dass einfach auf mechanischem Wege jenen durch die Festigkeit dieses ein weiteres Vordringen unmöglich gemacht wird. Frei-

1) cf. Nr. 42. S. 24. Z. 22 v. o.

lich kann man auch umgekehrt annehmen, dass den Epithelien als solchen die Kraft innewohnt, zu dieser Zeit der Entwickelung Bögen und Kurven zu beschreiben, und dann muss man die Veränderungen im Bindegewebe als sekundärer Natur ansehen. Aus diesem Umstand ergibt sich denn auch ganz von allein, dass durch die Richtung, in der die einzelnen Ausführgänge dahinziehen, die schöne sternförmige Anordnung verlassen sein muss; häufig sieht man quer und schräg verlaufende Kanälchen. Sobald nun ein solches Kanälchen in einen anderen



Fig. 10.

Seitenkanal eingemündet hat, findet meist ziemlich plötzlich eine Änderung der Verlaufsrichtung statt, häufig in dem Sinne, dass, wenn zuvor der Kanal mehr schräg oder quer dahinzog, jetzt ein vermehrtes Streben nach der Mitte zu gesehen werden kann, resp. nach dem Teil der Anlage, wo der Hauptausführungsgang den eigentlichen Drüsenkörper verlässt. Mitunter findet man, dass die Verzweigungen erster oder auch zweiter Ordnung zu einem grossen Teile parallel zueinander dahinziehen, und da immer zu einem solchen Epithelzug eine gewisse Anhäufung von Epithelknospen gehört, die mehr oder weniger symmetrisch zu diesem angeordnet sind, so kommt eine Art von Reihenbau zustande, der freilich nur dann einiger-

massen typisch gesehen werden kann, wenn die Drüse schräg geschnitten ist (Fig. 10).

Die Läppchenbildung ist noch nicht so weit vorangeschritten und die Verzweigungen noch nicht so weit gediehen, dass man sagen könnte, ob immer ein Ast erster resp. zweiter Ordnung auch stets zu einem Läppchen gehört, diese stehen noch ziemlich weit miteinander in Verbindung. Es ist freilich auch die Möglichkeit vorhanden, dass ein Ast zu mehreren der hier vorhandenen Lobuli zieht, um dann zu jedem einzelnen einen neuen Seitenzweig zu entsenden.

Dadurch, dass die Drüse sich als Ganzes immer mehr differenziert und eine Trennung zwischen sezernierendem, sammelndem und ausführendem Teile mit immer grösserer Sicherheit durchgeführt werden kann, kann man auch eine Art Drüsenhylus erkennen und sogar jetzt vielleicht noch besser als später, denn wenn auch die Gestalt der Drüse an dieser Stelle keine Einziehung erfährt, wie das bei anderen Drüsen vielfach der Fall ist, so erhält dennoch gerade dieser Punkt der Anlage eine erhöhte Bedeutung, weil hier der Hauptausführungsgang den Drüsenkörper verlässt und innerhalb der Kapselanlage alles hierhin strebt. Später, wenn die Gefässe eine bedeutendere Rolle spielen und nicht nur am Hilus, sondern auch an anderen Stellen in die Drüse eindringen, dann tritt die Bedeutung dieser Stelle ganz erheblich zurück. Wichtig ist auch noch der Umstand, dass mit dem Hauptausführungsgang Nerven in die Drüse eintreten, und dass diesem angelagert Ganglienhaufen ihren Eingang in die Kapsel finden, und das alles an ein und derselben Stelle, nämlich am Hilus. Hier kommt auch die Sublingualis der Drüse ganz nahe, und dadurch kommt es dann, dass das Verzweigungsbild beider Drüsen an dieser Stelle vorwiegend ein einseitiges ist (cf. Fig. 10a).

Stadium X. (Wilhelm.) Das nun folgende Stadium ist ausgezeichnet durch ein prägnanteres Auftreten der zueinander gehörigen Epithelzüge. Dadurch, dass im Bindegewebe Veränderungen stattgefunden haben, ist eine bessere Läppchenbildung zustande gekommen, und die hat nun ihrerseits wieder bewirkt, dass diejenigen Epithelknospen und Ausführgänge höherer Ordnung, die ihr Sekret gemeinsam in einen Ast

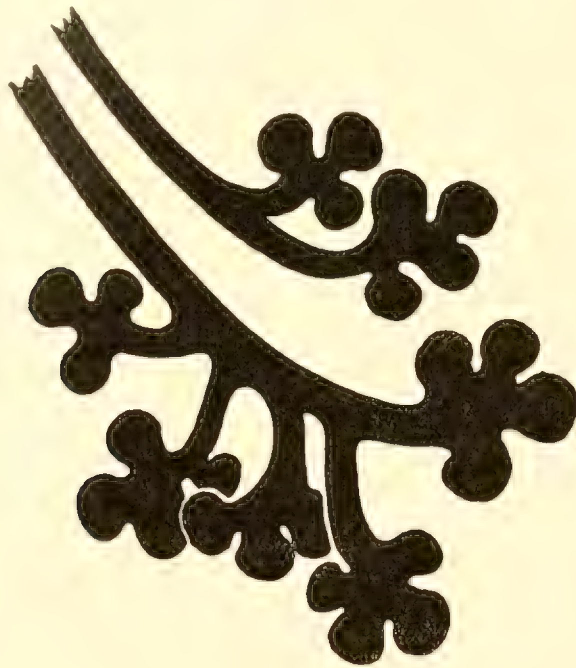


Fig. 10 a.
Schematische Zeichnung des Stadiums IX. Obj. 3, Oc. 4 (Winkel), dann auf 1/2 verkleinert.

niederer Ordnung entsenden [1]), die also zusammengehören und daher auch in einem Läppchen verlaufen, dichter aneinander rücken. Gleichzeitig hiermit findet auch eine weitere Verzweigung statt. Der in ein Läppchen eindringende Epithelzug läuft ziemlich gerade bis fast an das Ende desselben, unterwegs mittels — meist dichotonischer — Teilung Seitenzweige zu

[1]) Die Höhe der Ordnung nimmt von dem Ausführungsgang nach den Endknospen hin zu, wenn man entwickelungsgeschichtlich vorgehen will.

den Sekundärläppchen abgebend. Von dem Stamme gehen ganz kurze Ästchen ab, denen rosettenartig die einzelnen Endknospen aufsitzen. Ihre Zahl ist ziemlich unbestimmt, doch meine ich, dass sie nicht allzu gross sein kann, allein schon aus mechanischen Gründen, denn die Endknospen haben fast immer einen erheblich grösseren Durchmesser als das letzte Ende des aufführenden Systems, und da die verbindenden Kanäle nur ganz kurz sind, so kann die Anzahl der Endknospen, die daran sitzen, auch nur beschränkt sein, selbst wenn, wie es ja meistens der Fall ist, sie sich gegenseitig sehr nahe kommen und dadurch ihre Form beeinflussen, indem sie eine längliche Gestalt annehmen. Die an den einzelnen Endteilen sitzenden Knospen bilden mit diesen zusammen immer ein Ganzes, und aus der Anzahl der Endknospenhaufen kann man, auch wenn das ausführende System selbst nicht getroffen ist, sich dennoch ein ganz gutes Bild von dem feineren Bau dieses und den gegenseitigen Lagebeziehungen machen.

Diese eben geschilderten Verhältnisse sind wahrscheinlich für die Submaxillaris und vielleicht für die Sublingualis charakteristisch, denn auch beim Schwein finden wir ähnliche Bilder, auch hier sind die Endknospen rosettenartig um das Ende des ausführenden Systems angeordnet, auch hier liegen sie eng und beeinflussen sich durch diesen Umstand in ihrer Form, so dass man also bei beiden Drüsen das nämliche Prinzip erkennen kann. Freilich musste dieses variiert werden, denn abgesehen davon, dass die ganze Drüse hier kleiner ist, dass auch die einzelnen Endknospen geringere Durchmesser zeigen, ist auch noch insofern ein Unterschied vorhanden, als — wohl infolge des anderen Verhaltens des Bindegewebes — die Bildung der Endknospen nicht so typisch ist und auch ihre Form nicht so deutlich herausgebildet wird. Noch ein Umstand ist von Wichtigkeit, insofern nämlich die Bildung als

Ganzes bei der Submaxillaris des Schweines lockerer ist und die einzelnen Teile demnach weiter auseinander liegen als bei der Maus, wenn anders es überhaupt gestattet ist, die beiden Stadien einfach miteinander zu vergleichen.

Da, wo der Schnitt so verläuft, dass zwar noch eben die Endknospen, aber keine Teile des ausführenden Systemes mehr getroffen worden sind, wie z. B. auf Schnitten durch das Ende der ganzen Drüse, findet man die Endknospen ziemlich gleichmässig in bezug auf die umliegenden Bindegewebszüge verteilt, und auch der gegenseitige Abstand ist überall der näm-

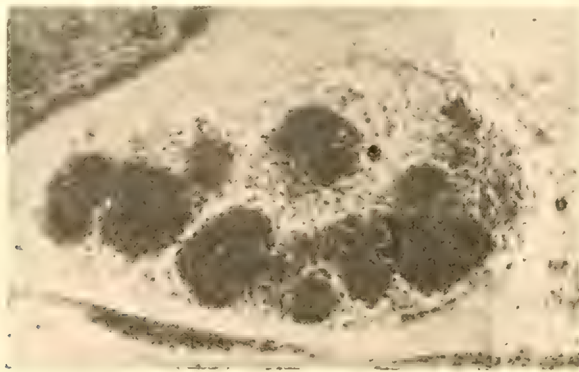


Fig. 11.

liche. Auch hier sind die Endknospen häufig so gross, dass sie sich gegenseitig berühren und durch Abplattung kund tun, dass sie eigentlich mehr Raum für sich in Anspruch nehmen wollen, als ihnen jetzt zur Verfügung steht. Das oben beschriebene Bestreben der Endknospen, sich immer möglichst peripher zu stellen, kann natürlich nicht mehr durchgeführt werden, und nur an den Enden der ganzen Drüse kann man es auch jetzt noch angedeutet finden. So sieht man z. B. Bilder, wo am Rande der Kapsel die einzelnen Endknospen perlschnurartig aufgereiht sind (Fig. 11), während nach der Mitte zu fast nur Bindegewebe liegt, ausgenommen der periphere Teil des nach dem Zentrum des Läppchens hinstrebenden ausführenden Systemes.

Neben der Submaxillaris findet sich die Sublingualis, die der ersten so ähnlich ist, dass eine Unterscheidung auf einem Schnitte mit Sicherheit kaum durchgeführt werden kann, der Aufbau ist prinzipiell der gleiche, das Knospungssystem für beide Drüsen das nämliche. Auch das Prinzip der Stellung der Endkolben ist ein und dasselbe, daher bekommt man denn Bilder, die ganz gleich aussehen, und da zudem das Bindegewebe zu dieser Zeit für beide Drüsen das nämliche ist, da ganz speziell der Sublingualis eine ausgesprochene Kapsel fehlt, diese vielmehr mit im Bereich der Bindegewebskapsel der Submaxillaris gelegen ist, und da schliesslich an den Stellen, wo die eine Drüse eine Vertiefung ihrer Oberfläche zeigt, jene eine Erhöhung hat und umgekehrt, so dass eine bestimmte Stelle des einen Schnittes der Submaxillaris, die entsprechende Stelle des nächsten Schnittes aber der Sublingualis angehört, so wird die Abgrenzung noch immer schwieriger.

Stadium XI. (F. W.) Dieses eigentümliche Verhalten der Submaxillaris zur Sublingualis und die Gleichheit ihres Baues findet man auch noch im kommenden Stadium, obwohl man eigentlich annehmen sollte, dass mit zunehmendem Wachstum auch eine Differenzierung beider Drüsen eintreten würde, denn wir wissen aus der Untersuchung des erwachsenen Tieres, dass diese beiden Organe zwei voneinander differente Bilder geben. Warum bis jetzt ein Unterschied im Aufbau nicht gefunden werden konnte, warum überhaupt ein solcher bis zu diesem Zeitpunkt nicht eingetreten ist, kann nicht entschieden werden. Die Parotis z. B., die in vieler Beziehung der Submaxillaris nahesteht, zeigt von Anfang an einen anderen Aufbau, und zwar nicht nur bei der Maus, auch beim Schwein, wenn freilich auch die Grundprinzipien ähnliche sind.

Während bei anderen Tieren die ursprünglich getrennten Anlagen der Submaxillaris und Sublingualis in späteren Stadien miteinander verschmelzen, oder wenigstens so nahe liegen,

dass man sagen kann, es bestehe eine Tendenz zur Vereinigung, weil sonst ja durch das Wachstum die Mündungen immer weiter voneinander entfernt werden müssten, finden wir hier einen Zustand, der darauf hindeutet, dass ein Streben zur Vereinigung nicht vorliegt, denn die anfänglich nicht sehr weit voneinander gelegenen Mündungen liegen jetzt räumlich getrennter, ihr Abstand in sagittaler Richtung ist grösser geworden, oder mit anderen Worten, die zwischen beiden Mündungen gelegene Zellstrecke ist genau so gewachsen, wie die anderen Teile des Embryo auch, und nicht, wie man aus Analogie annehmen könnte, im Wachstum zurückgeblieben. Auch die seitliche Beziehung ist unverändert, die Submaxillaris liegt der Zunge näher als die Sublingualis, die mehr lateral ihre Mündung findet. Diese gegenseitigen Beziehungen bleiben bis zur Einmündung in den eigentlichen Drüsenkörper unverändert. So laufen die Ausführwege beider Drüsen parallel zueinander nach dorsal, kreuzen sich mit dem Nervus lingualis, senken sich dann nach unten, um auf dem Musculus mylohyoideus bis zu dessen hinterem Rande dahinzuziehen. Der Querschnitt beider Ausführgänge ist nicht sehr voneinander verschieden, immerhin kann man erkennen, dass der der Glandula sublingualis kleiner ist.

Die langsam weiterschreitende Differenzierung kann man jetzt auch daran erkennen, dass zu diesem Zeitpunkt innerhalb der Läppchen Veränderungen vorgegangen sind, neue Bindegewebszüge sind entstanden, und dass diese einen Einfluss auf den weiteren Bau ausüben, ist ganz ausser allem Zweifel, denn man sieht direkt, wie sie mitunter die Epithelgänge zwingen, plötzlich eine andere Wachstumsrichtung einzuschlagen (cf. Fig. 12). Es ist demnach der Einfluss dieser wohl in allererster Linie als rein mechanisch aufzufassen, offenbar bedingt durch die Zug- und Druckfestigkeit der Bindegewebszüge. Woher nun gerade diese jetzt eine solche Zug-

festigkeit erhalten haben, ist noch eine ungelöste Frage. Die Beziehungen werden noch komplizierter, wenn man sieht, dass mechanische Einflüsse nicht nur vom Bindegewebe auf die Epithelien, sondern auch von diesen auf jenes ausstrahlen, denn wenn man den einzelnen Bindegewebszug eine Strecke weit durch mehrere Schnitte hin verfolgt, dann kann man sehen, dass er Krümmungen und Biegungen aller Art zeigt, dass er




Fig. 12.

immer nach kurzem Verlaufe die Ebene, in der er dahingezogen ist, ändert, und wenn man nach dem Grunde dieser Erscheinungen forscht, dann findet man — besonders an den Enden der Epithelzüge —, dass benachbarte Endknospen anderer Gänge oder auch mitunter diese selbst offenbar die Veranlassung dazu abgegeben haben. Ausser dieser gegenseitigen Beeinflussung spielt auch die der Gefässe und Nerven eine nicht zu unterschätzende Rolle, doch sind diese Verhältnisse schwieriger und weniger sicher zu erkennen.

Aus diesen Krümmungen und Biegungen der Epithelzüge

erklärt sich denn auch ganz leicht, dass man jetzt nur selten grössere Abschnitte des ausführenden Systems in einem Schnitt zu sehen bekommt, und wenn wirklich einmal der Zufall es so fügt, dann sieht man Windungen und Biegungen, wie sie dicht aufeinander folgen. Besonders die Stellen, wo Seitenzweige einmünden, scheinen in dieser Beziehung bevorzugt zu sein, denn ein sehr häufiges Bild zeigt, dass zwei Epithelgänge von verschiedenen Seiten her aufeinander zu eilen, mit dem Momente der Vereinigung verschwinden sie dann aus dem Schnitte, die folgenden jedoch zeigen den neuen Gang im Quer- oder Schrägschnitt; daraus kann man dann auch wohl mit Recht schliessen, dass der Winkel, der dort entsteht, 90° beträgt, oder zum mindesten einem Rechten sehr nahe kommt. Zu Anfang pflegt der Winkel, unter dem zwei Epithelgänge höherer Ordnung sich voneinander trennen, ein spitzer zu sein, wie aus der Betrachtung früherer Stadien zu erkennen ist, erst nachträglich ändert sich dieses um. Daher kann man denn auch noch im vorliegenden Stadium beide Gruppen von Winkeln nebeneinander finden, denn an den Stellen, die ganz jung sind, an denen sich erst ganz zuletzt Abzweigungen gebildet haben, findet man naturgemäss in Übereinstimmung mit früheren Befunden spitze Winkel, wenn auch nicht mehr in so typischer Weise wie zuvor, während die Stellen, die einen Rechten zeigen, damit bekunden, dass sie schon älteren Datums sind.

Die Biegungen und Knickungen stehen im Zusammenhang mit der Notwendigkeit, bei schneller Vermehrung der Epithelzüge, aber nur langsamer des dafür zur Verfügung stehenden Raumes, den durch Bindegewebe präokkupierten Platz möglichst gut auszunützen. Während man zu Anfang immer nur gleichartige Stücke nebeneinander findet, z. B. Endknospen neben Endknospen, aber niemals Endknospen neben Teilen des ausführenden Systems, ändert sich dies in dem Sinne, den

wir später beim erwachsenen Tier als Dauerzustand finden, denn man sieht nicht nur Endknospen neben Endknospen, sondern auch diese neben Teilen der Ausführwege dicht aneinander gedrängt mit nur ganz geringen Mengen von Bindegeweben zwischen ihnen; es finden sich demnach die Endkolben nicht mehr ausschliesslich peripher, ganz im Gegenteil, fast der ganze Raum ist jetzt damit erfüllt, nur eben den nötigen Platz für die Ausführwege, Nerven und Gefässe lassend. Diesem Endstadium kommt das vorliegende schon einigermassen nahe, denn durch den Raummangel mussten die Endkolben auch zentral gestellt werden, und man kann erkennen, dass die Zahl der in der Peripherie gelegenen nicht mehr die Zahl der zentralen übertrifft, ja diesen sogar vielleicht nachsteht. Mitunter liegen die Endkolben gedrängt beieinander, ganz besonders, wenn es sich um benachbarte handelt, die ihr Sekret einem gemeinsamen Aste des ausführenden Systemes zuführen, doch findet man auch Stellen, wo um den Querschnitt eines Ausführungsganges sich fremde Endknospen gruppiert haben, endlich sieht man auch einige Ausführgänge dicht beieinander liegen. Der ganze Bau der Drüse ist also kompakter geworden. Man wird also in den Fällen, in denen es zweifelhaft ist, ob ein in der Mitte gelegener Zellhaufen ein Endstück ist oder zum ausführenden System gehört, erst durch die Vergleichung mehrerer Schnitte und dadurch, dass man das Gebilde seiner ganzen Länge nach verfolgt, erkennen können, mit welcher Art man es zu tun hat.

Durch den eben genannten Umstand wird dann auch ein mehr gleichmässiger Bau der ganzen Drüse erreicht, die einzelnen Läppchen, die doch untereinander gleichartige Teile der Drüse abtrennen, werden dadurch mehr zu selbständigen Gebilden, und das ganze Gefüge kommt seiner Bestimmung, auf einem möglichst kleinen Raum eine möglichst grosse Anzahl sezernierender Drüsenepithelien zu vereinigen, um ein gutes Stück näher.

Die Entwickelung der Drüse ist nun schon so weit gediehen, dass man einen Vergleich ziehen kann zwischen dem ausführenden System dieses Stadiums und dem der funktionierenden Drüse. Jetzt sind schon Äste verschiedenster Art gebildet worden, und doch ist der gesamte Aufbau der Drüse noch nicht so kompakt, dass man nicht eine zeichnerische Rekonstruktion ganz gut durchführen könnte. Je älter die Drüse wird, um so schwieriger wird dies, weil durch die enge Aneinanderlagerung der einzelnen Teile ihre Verfolgung und schematische Übereinanderzeichnung immer unsicherer wird. Aus der mikroskopischen Anatomie der Speicheldrüsen ist bekannt, dass das ausführende System eine Verzweigung von epithelführenden Kanälen darstellt, die an verschiedenen Stellen einen verschiedenen Bau aufweisen. Aus den einzelnen Endstücken her fliesst das Sekret in die kleinen Schaltstücke ab, und diese münden wiederum in einen Gang niederer Ordnung ein, in die Sekretröhren. Aus der Vereinigung letzterer setzt sich dann der Ausführungsgang zusammen, der zu jedem Läppchen einen Ast sendet, um das in ihm gebildete Sekret abzuführen. Der Ausführungsgang resp. seine Äste verlaufen zwischen den Läppchen, bis sie an irgend einer Stelle in eines derselben eindringen. Alle diese Teile, die Schaltstücke, Sekretrohre usw., sind naturgemäss zu Anfang noch nicht vorhanden, wie ein Blick auf Fig. 1 lehrt. Dieser Abbildung sei Fig. 12a entgegengehalten, die schematisch die Zustände des vorliegenden Stadiums zeigt. Man sieht den Hauptausführungsgang, von dem sich drei Äste abspalten, diese — Äste erster Ordnung laufen in den Septen, resp. treten nach Erreichung ihres Quellengebietes in das betreffende Läppchen ein und werden nun hier zu intralobulären Kanälen, die von diesen ausgehenden Gänge werden zu Sekretröhren, welche dann ihrerseits die Schaltstücke mit den Endkolben tragen. Die Endkolben sitzen beerenartig den Schaltstücken auf und zeigen jetzt schon eine an den

einzelnen Stellen verschiedene Ausbildung. Wenn das Vorliegende auch noch nicht ganz genau die definitiven Verhältnisse der funktionierenden Drüse darstellt, so kann man daran doch schon ganz gut alle wesentlichen Teile erkennen, und gleichzeitig kann das Bild uns ungefähr einen Begriff geben, wie die weitere Entwickelung vor sich gehen wird.

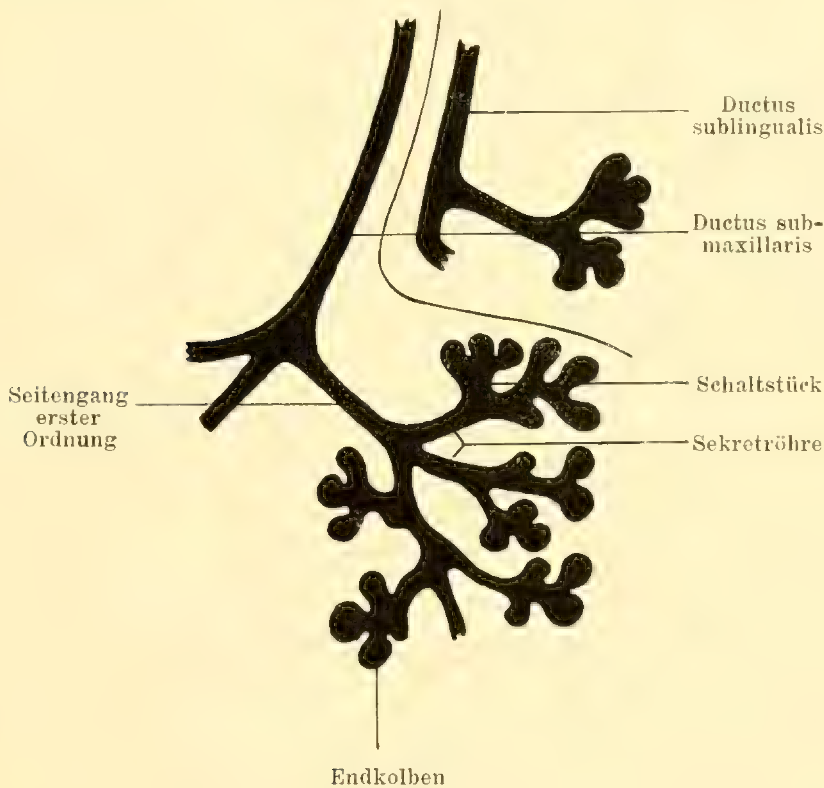



Fig. 12a.

Schematische Zeichnung des Stadium XI. Obj. 3. Oc. 2 (Winkel), dann auf 1/2 verkleinert.

Stadium XII. (Gustel.) Die Ausführgänge der Submaxillaris und Sublingualis zeigen auch jetzt noch die nämlichen Verhältnisse, die den bleibenden ja schon so nahe kommen, dass der Übergang in diese sich ganz unmerklich vollzieht. Nebeneinander liegend, ziehen sie von der Stelle der Mündung langsam nach hinten und lateral, wobei der Abstand von den entsprechenden Gebilden der anderen Körperseite allmählich grösser wird. Die Querschnittbilder bieten gegen-

über denen einer früheren Zeit nichts Neues, und nur durch die kreisförmige Anordnung von Bindegewebe, das beide Gänge gemeinsam umzieht, kann man erkennen, dass sie einander nahe stehen und zu einem verwandten System gehören müssen. Der wichtigste Punkt im vorderen Teile des Verlaufes ist die Stelle, wo die Gänge sich mit dem Nervus lingualis kreuzen, beide Gänge liegen auf der Nervenschleife, wie auf einer Schlinge, was dadurch zustande kommt, dass der Nerv ziemlich steil von unten nach oben in die Zunge aufsteigt. Da sich in der Nähe des Nerven Bindegewebe findet, so kommen die Gänge hier auf eine Art Platte dieses Gewebes zu liegen, wodurch sie mit den Organen der Nachbarschaft, besonders den tiefer liegenden Gefässen und den Muskeln des Zungengrundes, in engeren Konnex treten. Nachdem die Gänge dann ein Stück weit auf der Muskelplatte des Mylohyoideus dahingezogen sind, fangen sie an ein wenig zu divergieren, indem offenbar der Gang der Sublingualis stärker nach lateral zieht. Sobald der hintere Rand jenes Muskels erreicht ist, biegt der Gang nach unten um und verläuft im Bogen in den eigentlichen Drüsenkörper hinein. Der Hilus der Drüse selbst ist verdeckt durch die Sublingualis. Mit dem Ductus zusammen sieht man Gefässe und einen Ganglienzellenzug sowie Nervenfasern eintreten.

Der Hauptteil der Drüse liegt nach vorne von dieser Stelle, denn der dorsal gerichtete Zapfen ist viel kleiner und unbedeutender, er findet nach hinten und unten in der Höhe des Zungenbeines sein Ende, tief zwischen andere Organe eingebettet. Wenn man von dieser Stelle aus die Schnittserie durchmustert, dann findet man drei Haufen von Endkolben, deren jeder ziemlich in sich abgeschlossen ist, gegen seine Nachbarn durch Bindegewebe getrennt und von Blutgefässen umgeben und durchzogen ist. Dies sind die Enden von drei Drüsenläppchen, die sich nach dorsal zuspitzen und sich also

mehr oder weniger an dem Ende der Drüse beteiligen. Sehr bald sieht man kleine Stücke des ausführenden Systems in der Bildebene verlaufen, während der zugehörige Hauptast im Querschnitt zu sehen ist. Die Anzahl der Endknospenhaufen vermehrt sich bald und damit auch die Zahl der Läppchen, sehr bald wird auch das Ende der Sublingualis neben der Submaxillaris gefunden. Sobald die Drüsen einander näher rücken und man sich der Stelle nähert, wo der Ductus submaxillaris aus der Drüse austritt, ändert sich die Verlaufsrichtung der Läppchen und damit auch die der Ausführwege, denn man sieht die verschiedensten Teile bald im Schräg-, bald im Längsschnitt. Nach vorne zu ändern sich die Verhältnisse nochmals und die Bilder sind den ersteren wieder ähnlich.

Der Etagenbau ist nicht gerade deutlich, wenngleich man auch findet, dass Bilder, die vorwiegend das ausführende System im Längsschnitt zeigen, gefolgt sind von solchen, die Querschnittsbilder davon geben und dafür eine grössere Ausbreitung der Endkolben besitzen. Die Läppchen sind in ihrer Art zu ziemlich hoher Entwickelung gelangt und zeigen vielfach nun das, was anfänglich die Anlage als Ganzes erkennen liess. Flint[1]) hat das ebenfalls bei seinen Untersuchungen gefunden und stellte daher eine Parallele zwischen der gesamten Anlage einer früheren Zeit und dem Läppchen späterer Entwickelungsstadien, indem er beide, wenigstens in bezug auf das Bindegewebe, als selbständige Wachstumszentren auffasste. Nach vorne zu verjüngen sich die Läppchen, die Zahl nimmt ab, und indem die Endstücke einander näher rücken, findet die Drüse auf ganz ähnliche Art ihr vorderes Ende, wie es oben für das hintere beschrieben war.

Stadium XIII. (Rollo.) Während bisher die Querschnitte der Ausführgänge der Submaxillaris und Sublingualis

1) cf. Nr. 16.

annähernd gleich gross waren, tritt im weiteren Verlaufe dadurch eine Änderung ein, dass das faciale Ende des Ductus submaxillaris kurz vor seiner Mündung ziemlich plötzlich eine bedeutende Verbreiterung erfährt, so dass auf einigen Schnitten das Bild dem einer Cyste äusserlich nicht unähnlich sieht. Da diese Bildung sich jedoch in allen folgenden Stadien wiederfindet, und da sie eine Struktur der Wand aufweist, wie sie nur ein normales anatomisches Gebilde haben kann, so darf man eine pathologische Bildung nicht annehmen, sondern muss diese Erscheinung als ein normales Entwickelungs-Stadium auffassen. Der Durchmesser dieses erweiterten Teiles übertrifft den im übrigen Verlaufe um ein Vielfaches, und so kann man das Ganze als eine Art Ampulle ansehen, wie wir sie ja auch bei anderen Organen kurz vor der Mündung finden, es braucht in dieser Beziehung wohl nur an die Urethra des Mannes oder an das Rectum erinnert zu werden. Diese Ampulle zeigt einen dergestalten Querschnitt, dass man leicht zwei aufeinander senkrecht stehende, verschieden grosse Durchmesser erkennen kann, der vertikale ist der grössere, der horizontale der kleinere. Ersterer übertrifft den Durchmesser, den der weiter distal drehrunde Gang zeigt, um etwa das 4—5 fache, während der horizontale nur etwa 3—4 mal so gross ist. Nach vorne zu nimmt diese Ampulle ziemlich plötzlich ein Ende, denn an ihrem vorderen Pole biegt der nun annähernd wieder normal weite Ausführungsgang ziemlich schnell nach oben um, um noch ein Endchen weit in jener oben genannten Falte zu verlaufen und dann mittels einer ganz feinen Öffnung zu münden. Nach hinten zu geht die Ampulle ziemlich gleichmässig in den Normalzustand des Ductus über, und zwar in dem Masse, wie der Gang sich nach unten zu senkt. Die Länge dieser Ampulle beträgt etwa 200—220 μ. Distal der Mündung der Submaxillaris finden wir die der Sublingualis. Der Ausführungsgang senkt sich ein wenig nach unten, um dann wie der Ductus sub-

maxillaris annähernd parallel zum Mundboden weiter zu verlaufen. An der Stelle, wo der Ductus sublingualis die Höhe des Ductus submaxillaris erreicht, findet die Ampulle ihr Ende, und bald sieht man alle vier Gänge in annähernd gleichem Abstande voneinander zusammen auf den unter ihnen liegenden Muskel gebettet dahinziehen (cf. Fig. 13). Jetzt ist der Querschnitt des Ductus submaxillaris dem des Ductus sublingualis fast gleich.

Je weiter distal gelegene Stellen man untersucht, um so mehr rücken die Gänge von der Mittellinie ab, und erreichen

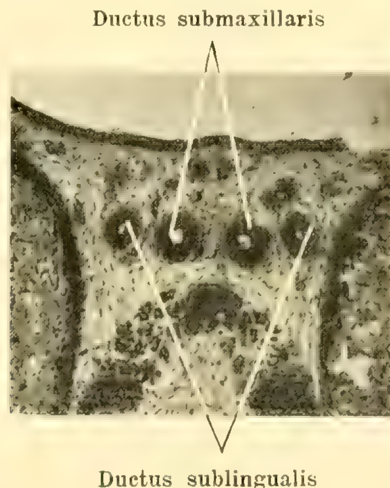


Fig. 13.

schliesslich jenen weiter lateral gelegenen Punkt, wo sie, um den freien Rand des Musculus mylohyoideus herumbiegend, in den eigentlichen Drüsenkörper eintreten. Hier hat sich nun inzwischen der Hilus weiter ausgebildet.

Wenn man die Drüsen in Frontalschnitten untersucht, welche Schnittführung wohl am geeignetsten erscheint, dann sieht man, dass die ersten Schnitte und ebenso die letzten ein anderes Bild zeigen, wie die aus der Mitte der Drüse, denn abgesehen davon, dass an jenen Stellen die grösseren Teile des ausführenden Systems gänzlich fehlen, erscheint auch die Lagerung der Endkolben eine engere, der Bau der Drüse ist mithin

kompakter. Wenn in früheren Stadien die Anfangsschnitte nur Endkolben zeigten, finden wir jetzt diese und die Anfangsteile des ausführenden Systems nebeneinander, und aus ihrer engen Lagerung, noch mehr aber aus der Mannigfaltigkeit der Form, der wechselnden Gestalt der Endstücke, der dauernden Änderung der Verlaufsrichtung, kann man mit Sicherheit erkennen, dass eine Beeinflussung der einzelnen Epithelteile in steigendem Masse stattfindet. Wie weit diese nun geht, kann nur unsicher gesagt werden, denn ausser den eben genannten Punkten sind auch das Bindegewebe, die Nerven und die Gefässe von formgebendem Einfluss auf den Verlauf und die Gestalt der Epithelgänge und der Endknospen.

Man darf aber auch nicht vergessen, dass als wesentlichster Faktor jetzt ein bedeutender Raummangel sich bemerkbar macht, denn sonst wäre es noch nicht zu einer so kompakten Bildung gekommen, vom Bindegewebe ist fast gar nichts mehr zu finden, nur Faserzüge und Septen sind noch vorhanden, fast alles lose Bindegewebe, das sonst einen bedeutenden Teil des Kapselinnenraumes einnahm, ist geschwunden.

Da die Drüse an Umfang ganz bedeutend zugenommen hat, so ist es auch nicht weiter wunderbar, wenn durch die Entstehung stärkerer Septen ein festes inneres Gerüst geschaffen wird. Die Stellen, wo die Bindegewebszüge der einzelnen Septen sich miteinander verflechten, sind von ganz besonderem Interesse, denn hier treten die Ausführgänge miteinander in nähere Berührung und vereinigen sich. Hieraus ergibt sich denn auch, dass wir zur Zeit Ausführungsgänge verschiedener Stärke haben müssen, die ausser durch die Weite ihres Lumens auch noch durch die Anzahl der Epithelreihen, die ihre Wand bilden, durch das begleitende Bindegewebe u. dgl. m. voneinander verschieden sind. Der Hauptast zieht ziemlich durch die Mitte der Drüse, an jeden Lappen zum

mindesten einen Seitenast abgebend, der dann wieder seinerseits Zweige zu den Läppchen entsendet (cf. Fig. 14). Es macht den Eindruck, als ob jedes Läppchen nur einen Zweig des Hauptganges erhält, doch kann man wegen der Unregelmässigkeit der Gestalt der einzelnen Läppchen nicht mit absoluter Sicherheit erkennen, ob nicht vielleicht dennoch das Sekret eines Läppchens sich in zwei verschiedene Seitenäste ergiesst. Je weiter periphere Stellen man untersucht, um so feiner sind die betreffenden ausführenden Kanäle, und an den

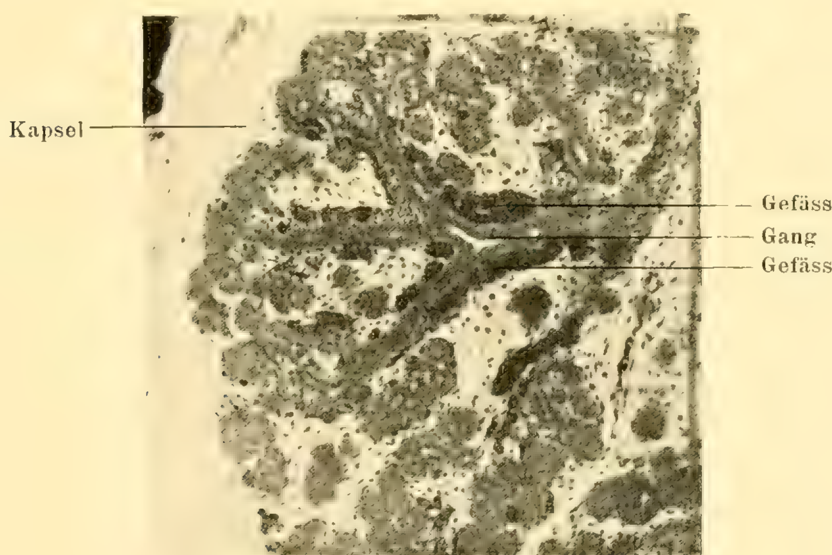



Fig. 14.

Punkten, wo die Anfangsstücke des ausführenden Systems dicht neben den Endkolben liegen, ist die Grösse beider Gebilde fast die gleiche. Mitunter ist der Kanal ein wenig breiter, meist die Endkolben voluminöser. Der Winkel, unter dem sich der Seitenast vom Hauptgang abzweigt, ist wohl fast immer ein spitzer, die Seitenzweige niederer Ordnung jedoch zeigen ein verschiedenes Verhalten, der Winkel ist hier bald spitz, bald einem Rechten gleich. Man kann aus der Betrachtung der einzelnen Schnitte ziemlich sicher ableiten, dass die Verzweigung annähernd gleichmässig rund um den Gang herum

stattfindet, so dass man weder von einer einseitigen, noch von einer alternierenden Verzweigung sprechen darf. Wenn man gerade eine Stelle sehen kann, wo eben ein Gang sein Ende gefunden hat und nur seine Endknospen zu erkennen sind, er selbst aber nicht mehr gesehen werden kann, dann findet man, für den Fall, dass vier solche vorhanden sind, dass sie sich kreuzartig gegenüberstehen; dieselbe gleichmässige Anordnung findet man auch bei drei Endknospen, nur zeigen dann die Achsen dieser eine Figur, die an ein Y erinnert. Mitunter ist die Zahl der Endknospen grösser, und dann sind sie im Kreise angeordnet, freilich nicht immer so regelmässig, wie in dem eben genannten Fall. Mitunter sieht man sie auch in grösserer Anzahl an einem Endstück des ausführenden Systems sitzen, freilich dann nicht alle in einer Ebene, und wenn man sich nun die einzelnen Bilder zu einer plastischen Vorstellung kombiniert, dann muss man eine Figur erhalten, die ein wenig an eine Maulbeere erinnert, indem nämlich die einzelnen Endkolben mit kurzen Stielen am Gang festsitzen.

Wenn nun noch mit einem Worte auf den Verlauf der Gänge selbst hingewiesen werden darf, so ist darüber vielleicht ganz kurz Folgendes zu sagen. Die grösseren Gänge verlaufen im allgemeinen gestreckter, als die kleineren, man findet daher denn auch von ersteren häufiger grössere Stücke in einem Schnitte und kann dann an diesen ganz gut die Art der Verzweigung erkennen, je kleiner aber das Kaliber wird, um so mehr Biegungen und Windungen zeigen sie, und die ganz terminal gelegenen Teile ändern dauernd ihre Verlaufsrichtung. Hier spielen mechanische Einflüsse eine bedeutende Rolle, sieht man, dass ein Gang einem Gefäss oder einem Bindegewebszug ausweicht und dies dadurch erreicht, dass er im Bogen verläuft. Manchmal findet man aber solche Bögen auch, ohne dass man einen Grund dafür erkennen könnte, so sieht man häufig eine S-förmige Krümmung, für die man oft nur sehr

schwer eine Erklärung geben kann, es mögen hier Gefässe eine bedeutende Rolle spielen, wie das z. B. Flint angenommen hat und worauf weiter unten näher eingegangen werden soll, vielleicht ist die Ursache mitunter auch im Nerveneinfluss zu suchen, ein Punkt, über den wir leider noch viel zu wenig orientiert sind. Manchmal sieht man zwei Ausführungsgänge gleichen oder verschiedenen Kalibers eine Strecke weit parallel zueinander dahinziehen, indem der eine unter Umständen all die Biegungen des anderen nachahmt; auch hierfür bin ich nicht in der Lage, einen sicheren Grund anzugeben.

Beide Drüsen haben durch die Zunahme ihres Volumens jetzt einen grösseren Raum nötig wie zuvor, und da sie gleichzeitig weiter nach unten und hinten wachsen und so aus dem Gebiete der Organe des Mundes, speziell des Zungenbodens, mehr in das Gebiet der Haut am Kinn und Hals eintreten, so steht dem nichts im Wege, dass die Drüsen durch Wachstum nach der Mitte zu Raum gewinnen und sich hier dann einander so nahe kommen, dass sie nur durch eine ganz dünne Lage von Bindegewebe getrennt sind. Ein Ähnliches konnte seinerzeit auch beim Schwein gesehen werden.

Stadium XIV. (August.) Die Ampulle hat sich, wie zu erwarten war, weiter entwickelt und hat nicht nur in der Länge zugenommen, denn sie misst jetzt ca. 300 μ, sondern auch der Durchmesser ist entsprechend den Wachstumsvorgängen verändert worden, während zuvor das Lumen oval erschien, ist es jetzt vielfach mehr unregelmässig, bald mehr rund, bald mehr sichelförmig, auch hin und wieder an einer oder der anderen Stelle in einen Zipfel ausgezogen. Dadurch entstehen Buchten und Nischen, die bislang nicht aufgetreten sind und wie sie sich auch in keinem Teile des ganzen sonstigen ausführenden Systems finden. Der Grund für diese Bildung ist nicht ersichtlich. Beachtenswert ist jedenfalls auch noch der Umstand, dass zwischen den beiden Seiten des Em-

bryo keine Gleichheit besteht, und dass z. B. an den Stellen, wo die eine Seite eine Ausbuchtung zeigt, die andere eine solche nicht besitzt. Ein Grund für die Verschiedenheit der Bildung geht nicht klar aus den Präparaten hervor und muss in der Variabilität, die man ja vielfach zwischen den Körperhälften findet, gesucht werden, eine wirkliche Erklärung ist das natürlich auch nicht. Der an das Ende der Ampulle sich anschliessende Teil des Ductus submaxillaris zeigt ungefähr dieselben Verhältnisse wie im Stadium zuvor, dass er im allgemeinen länger geworden ist, und dass das Lumen grösser geworden ist, kann nicht weiter wundernehmen.

Die anderen Teile der Drüse zeigen eigentlich keine besonderen Neuerwerbungen, die einzelnen Epithelgänge haben immer wieder aufs neue Seitensprossen gebildet und dadurch, und durch die immer stärker auftretende Krümmung der einzelnen Abschnitte der innerhalb eines Läppchens verlaufenden Teile des ausführenden Systems, ist ein kompakter Bau zustande gekommen, das ist aber letzten Endes nichts weiter als die fernere Ausbildung früherer Zustände. Trotz alledem bleibt zwischen den einzelnen Teilen immer noch ein wenig Raum, der ausgefüllt ist mit kleinen Gefässen und Kapillaren, also ein Ausdruck dessen, dass an dieser Stelle zum mindesten postfetal ein reger Stoffwechsel herrschen muss. Die zu Anfang geschilderten Halsteile sind lang ausgewachsen und bilden einen bedeutenden Teil des sammelnden Abschnittes der Drüse, vielleicht kommt ihnen auch in sekretorischer Beziehung eine Bedeutung zu. Die Endkolben nehmen eine andere Form an, indem sie selbst Zapfen aussenden, was seinerseits wieder zur Vergrösserung des sezernierenden Abschnittes beiträgt.

Stadium XV. (Hild.) Das nächste Stadium bringt keine besonderen Veränderungen im Aufbau der Drüsenschläuche, ist aber deswegen von Bedeutung, weil hier zum ersten Male ein histologischer Unterschied zwischen der Submaxillaris und

Sublingualis deutlich gesehen werden kann. Da beide Drüsen dicht beieinander liegen, ja zum Teil von denselben Bindegewebszügen umschlossen werden, und da die groben Epithelgänge nach denselben Gesetzen aufgebaut sind, so ist eine Trennung bislang immer nur schwer möglich gewesen. Die histologische Differenzierung ist deswegen sehr wesentlich. Auf die Feinheiten kann hier nicht näher eingegangen werden, es soll nur ganz kurz erwähnt werden, dass die Zellen der Sublingualis heller sind als die der Submaxillaris, und dass die einzelnen Zellgrenzen besser gesehen werden. Hier trennen sich demnach die Wege; die Sublingualis beginnt eine Schleimdrüse zu werden, als welche wir sie denn auch bei der erwachsenen Maus finden.

Warum nun gerade an dieser Stelle eine Trennung des Entwickelungsweges der Submaxillaris und Sublingualis stattfindet, während sie sich bislang ganz analog bildeten, ist aus dem Präparat nicht zu erkennen, und wir müssen sagen, dass uns eine wirkliche Ursache dafür nicht bekannt ist, denn all die Erklärungsversuche, die man für gewöhnlich anführt, treffen den Kernpunkt der Sache doch nicht. Das Verhältnis zu den Nachbarorganen, der Einfluss der Gefässe und Nerven, die Umformung der Epithelien selbst sind Sachen, die wir zum Teil, soweit sie morphologisch sind, an den Zellen und Fasern erkennen können, aber warum das so ist, welche inneren Gründe diese Beziehungen herausgebildet haben, und welche diese Modifikation der Zellen entstehen liessen, ist uns gänzlich unbekannt.

Auffallend ist, dass die Mündung der Submaxillaris ganz klein, geradezu punktförmig ist, und das zu einer Zeit, wo das ausführende System schon fast in allen Teilen ein Lumen zeigt und die Ampulle des Ausführganges ganz bedeutende Dimensionen angenommen hat. Die Öffnung ist so klein und unbedeutend, dass sie an keiner Stelle mit absoluter Sicherheit

gesehen werden kann, und es besteht sehr wohl die Möglichkeit, dass eine freie Kommunikation mit der Mundhöhle zur Zeit gar nicht vorhanden ist. Das würde dann auch vielleicht in ursächlichem Zusammenhange mit der Ampullenbildung zu bringen sein. Dass Abtrennungen epithelialer Gebilde vorkommen, d. h. dass Bildungen, die ihren Ausgang vom Epithel nehmen, diesen Zusammenhang später verlieren, ist bekannt, es braucht nur an die Entwickelung der Zähne oder an den Ramus mandibularis ductus parotidei erinnert zu werden. In Analogie damit wäre es ja nicht unmöglich, dass die ursprünglich freie Mündungsstelle vorübergehend geschlossen wird, um schliesslich dann doch wieder gebildet zu werden.

Der Bau des Drüsenkörpers zeigt geringe Unterschiede gegen früher, der Etagenbau, der jüngeren Stadien schon eigen war, ist auch jetzt noch zu finden und wird im mikroskopischen Bilde daran erkannt, dass Schnitte, in denen man grössere Teile des ausführenden Systems sieht, abwechseln mit solchen, die vorzugsweise Endknospen und Endkolben zeigen. Daher kann man denn auch ganz gut die Ausführungswege studieren, da sie bald der Länge nach, bald mehr oder weniger genau quer getroffen sind.

Der Bau der einzelnen Läppchen ist ein kompakterer geworden, d. h. es ist immer mehr Epithel an Stelle des nur füllenden Bindegewebes getreten, wir haben demnach mehr spezifisch funktionierende Substanz innerhalb desselben Raumes, und wenn man nun fernerhin noch berücksichtigt, dass die Drüse als Ganzes an Volumen nicht unbedeutend zugenommen hat, dann kann man wohl sagen, dass zwar das Bindegewebe keine direkte Einbusse an Masse erlitten hat, dass es aber entweder gar keine Vermehrung oder doch nur eine ganz geringe aufzuweisen hatte, so dass die Epithelien immer mehr in den Vordergrund treten und schliesslich das fraglos prävalierende Moment darstellen. Hierdurch muss der Raum dann

immer enger werden und das Bild des Platzmangels muss deutlicher in die Erscheinung treten. Durch diesen Raummangel kommt es, dass mitunter die Endzweige ein wenig anders gelagert sind, als man eigentlich erwarten sollte, d. h. man findet nun auch solche, die nicht einfach zentrifugal innerhalb eines Läppchens angeordnet sind, sondern quer oder schräg dazu verlaufen, oder sogar eine der zuerst genannten entgegengesetzte Richtung zeigen, d. h. es bestehen rückläufige Züge. Ich will nun nicht etwa sagen, dass dies eine Neuerwerbung dieses Stadiums ist, es kann sehr gut sein, dass zuvor schon solche rückläufigen Äste da waren, nur wurden sie, vielleicht auch wegen der Schnittrichtung, nicht gefunden. Das Auftreten rückläufiger Äste ist immer ein Zeichen bedeutenden Raummangels, wie aus der Entwickelung der Submaxillaris des Schweines bekannt ist. Hiermit hängt es denn auch letzten Endes zusammen, dass man jetzt vielfach atypische Verzweigungsbilder findet, die von den oben geschilderten gewöhnlichen nicht unerheblich abweichen; diese Bilder sind mannigfacher Art, so dass es unmöglich ist, eine Grundform aufzustellen, sie sind eben Produkte der jeweiligen lokalen Verhältnisse, und da die nun überall andere sind, so sind auch die Bilder sehr mannigfache und unbestimmte, meist sind sie daran zu erkennen, dass eine Asymmetrie besteht.

Der Hilus der Submaxillaris liegt der Sublingualis zugekehrt, die auch gerade an dieser Stelle den Hof zeigt, und es ist ein sehr eigenartiges Bild, wenn man sieht, wie von hinten oben der Gang der Sublingualis, von unten vorne der Gang der Submaxillaris kommt, wie beide aufeinander zu eilen, und dann in dem Momente, wo sie sich nahe kommen, kurz nach oben zu umbiegen, um zwischen beiden Drüsen hindurch nach dem hinteren Rande des Mylohyoideus zu streben, wobei immer der Ductus submaxillaris medial verläuft.

S t a d i u m XVI. (H.) Der allervorderste Teil des Ausführungsganges verläuft in jener Falte unter der Zunge, tritt aber, sobald deren Ende erreicht ist, in die Tiefe, hier nun sofort die Ampulle bildend. Diese nimmt immer mehr allen zur Verfügung stehenden Raum für sich ein, füllt aber noch nicht den ganzen Platz zwischen den beiden Unterkieferhälften aus. Der sichelförmige Querschnitt, den der Gang mancherorts erkennen lässt, ist keine besondere Neuerwerbung dieses Stadiums und letzten Endes nur der Ausdruck einfacher mechanischer Verhältnisse. In ganz dem gleichen Sinne ist auch seine flache Form zu erklären, die man stellenweise findet, es handelt sich hier dann um eine Raumbeengung, die schliesslich zu einer Kompression des Ganges geführt hat. Sein weiterer Verlauf zeigt nichts Besonderes, bis er dann schliesslich von hinten und oben in den eigentlichen Drüsenkörper eindringt.

Hier liegt in einem Ausschnitt der Submaxillaris die Sublingualdrüse, und beide Drüsen werden getrennt durch einen Bindegewebszug, in dem ein Gefäss dahinzieht, bald zu der einen, bald zu der anderen Drüse Äste abgebend. Vor diesem Gefässe verläuft in flachem, nach medial offenem Bogen der Ausführungsgang und gibt nun zu den einzelnen Läppchen Äste ab. Diese Äste trennen sich im allgemeinen unter einem ziemlich grossen Winkel; mitunter laufen sie so auf den Hauptgang zu, dass sie unter einem stumpfen Winkel einmünden würden, und es ist einleuchtend, dass dies für den Abfluss des Sekretes sehr hinderlich wäre, daher beschreibt denn der betreffende Seitenast noch kurz zuvor eine Biegung, so dass doch noch ein Winkel erreicht wird, der kleiner als ein Rechter ist. Am Ende seines Verlaufes spaltet sich der Hauptgang in drei Endäste auf, deren mittelster seine Verlaufsrichtung ungefähr fortsetzt. So kommt es denn, dass der Hauptgang nicht bis zum anderen Ende der Drüse hindurchzieht, sondern schon zuvor seinen Abschluss findet. Diese Seitenäste ver-

laufen zum Teil gestreckt, zum Teil aber auch gewunden, mitunter selbst mehrere hintereinander gelegene Biegungen beschreibend; diese letzteren liegen dann vielfach nicht in einer Ebene und man bekommt daher den Gang bald im Querschnitt, bald im Schrägschnitt und bald im Längsschnitt zu sehen. Wenn der Gang so gekrümmt verläuft, dann gibt er auch meistens eine grössere Anzahl Seitenäste ab, wohl niemals unter vier, und es ist naheliegend, anzunehmen, dass hier ein innerer Zusammenhang besteht. Die zu einem derartigen Aste des Ganges gehörenden Läppchen sind vielfach im Halbkreis um den Gang geordnet, ganz im Gegensatz zu den gerade verlaufenden Seitenästen, wo die betreffenden Läppchen gestreckt dahinziehen. Auch dieses spricht wieder dafür, dass irgend ein Zusammenhang angenommen werden darf. Es ist natürlich sehr schwer zu sagen, ob das Epithel das formgebende Prinzip darstellt, und nur das Bindegewebe, diesem dann folgend, die Läppchen so geordnet hat, oder ob nicht gerade das Umgekehrte der Fall ist. Man kann sich den Vorgang ungefähr folgendermassen denken: zunächst gehen von dem Hauptausführungsgang die Seitenäste ab, und diese senden nun ihrerseits wieder ihre Zweige aus. Wenn nun auch die zuletzt genannten sich einen Bezirk zu bilden beginnen und sich dabei im Raume zu beengen anfangen, dann wird am Gange bald nach der einen, bald nach der anderen Seite ein Zug ausgeübt, und da wohl nie zwei Seitenzweige genau an einander diametral gegenüberliegenden Punkten einmünden, sondern bald da, bald dort entspringen, so wird, wenn an der einen Stelle ein Zug nach hier ausgeübt wird, an einer anderen ein solcher nach dort wirksam werden, und so kann der Gang dann zu einem gekrümmten aus Bögen bestehenden Verlauf veranlasst werden. Demzufolge ist die Ursache für diesen Verlauf in der zu Anfang gebildeten, bedeutenden Anzahl von Seitenästen zu suchen, das auslösende Moment aber in der gegenseitigen Wirkung der Läppchen und

dem gleichzeitig einsetzenden Raummangel. Wenn der Gang hingegen gerade verläuft, dann ist die Zahl der Seitenzweige unbedeutend; mitunter zieht jener ganz gerade dahin und spaltet sich erst an seinem Ende in die einzelnen zu den Endknospen gehörenden Teile des ausführenden Systems. Manchmal sieht man, wie an ein Läppchen angelagert ein anderes sich befindet, und zwar in ganz genau derselben Nähe zu den betreffenden Teilen des ausführenden Systems, und nur aus dem Umstande, dass dieses Läppchen keinen Spross des betreffenden Seitenastes bekommt, kann man erkennen, dass es einem anderen Seitenaste zugehört. Daraus geht nun ohne Frage hervor, dass eine ziemlich weitgehende Ineinanderschiebung zwischen den einzelnen Läppchen besteht und dass da, wo das eine einen Spalt lässt, sich sofort ein anderes einschiebt. Auf diese Weise wird eine ganz ausgezeichnete Ausnutzung des einmal gegebenen Raumes möglich. Freilich wird der Bau dadurch aber auch komplizierter, die Epithelgänge gezwungen sich immer mehr zu krümmen, das Organ als Ganzes wird dadurch aber gleichmässiger.

Sobald ein Stück des ausführenden Systems in das ihm zugehörige Läppchen eingetreten ist, spaltet es sich bald auf, wenigstens ist der Verlauf innerhalb des Läppchens viel kleiner wie der ausserhalb desselben in den Septen. Zu dem Ende eines jeden derartigen Ganges gehört nun eine ganze Reihe von Endknospenhaufen und zwar so viele, wie Schaltstücke vorhanden sind. Die einzelnen Endstücke, die zueinander gehören, sind in Gruppen angeordnet, oft in bedeutender Zahl dicht aneinander gepresst und mitunter von der Nachbargruppe nur durch ganz geringe Mengen Bindegewebe getrennt. Das führt natürlich vielfach zu einer Gestaltveränderung, und es kann dann auch nicht wunderbar kommen, wenn man neben länglichen auch ovale und daneben mehr rundliche Endstücke findet. Infolge des allgemeinen kompakten Baues der Drüse kann von

einer speziellen Stellung der Endknospen natürlich keine Rede mehr sein, sie werden eben angeordnet, wie und wo sich Platz findet; trotz alledem kommt es gelegentlich vor, dass auch einmal das Anfangsstück des ausführenden Systems mitsamt der zugehörenden Endknospe in einem Schnitte gefunden werden kann. Ganz am vorderen Pole der Drüse findet man natürlich nur Endkolben und allenfalls noch die zugehörenden Teile der Schaltstücke und Sekretröhren. Fast jeder Haufen ist hier umgeben von einem feinen Bindegewebsmantel, der ihn nach den Nachbarn zu abgrenzt, und in den feine Kapillaren eingelagert sind und — wenn man eine kleine Strecke weiter in die Drüse eindringt — auch kleine Gefässe. Aus dem Umstand, dass so reichlich Gefässe vorhanden sind, dass jede Endknospe von einem Kranze solcher umgeben ist, geht wohl zur Genüge hervor, wie enorm gross das Bedürfnis an frischem Blute hier jetzt schon ist oder auf jeden Fall postembryonal sein wird; ersteres will wahrscheinlich erscheinen, denn bereits ganz im Anfange der Entwickelung fanden sich auffallend viel Gefässe und das nicht nur hier, sondern auch beim Schweine, und dann auch nicht allein bei der Submaxillaris, auch bei der Parotis findet sich ein Ähnliches.

Die am vorderen und auch die am hinteren Pol befindlichen Läppchen, und in ganz ähnlicher Weise auch die an der äusseren Umgrenzung gelegenen, zeigen einen kompakteren Aufbau als die zentralen; ob auch dies mit mechanischen Ursachen zusammenhängen kann, will nicht ganz sicher erscheinen, das eine geht wohl aus dem Befunde hervor, dass es sich um ein Residuum aus früheren Zeiten handelt, denn das erwachsene Tier zeigt in allen Teilen den nämlichen Aufbau, eine losere Zusammensetzung der zentralen Abschnitte findet sich da nicht.

Stadium XVII. (T. V.) Dem oben Gesagten zufolge muss die Ampulle auch jetzt wieder eine weitere Ausbildung zeigen, und es darf wohl nicht überraschend kommen, dass

sie nun fast den ganzen Raum ausfüllt, der sich zwischen den beiden Hälften des Unterkiefers findet (cf. Fig. 15), das kann die Ampulle freilich nur dadurch erreichen, dass sie sich in der Richtung von oben nach unten noch mehr gestreckt hat, und da nun zugleich auch manches andere auf sie einwirkt, so zeigt sie eine ziemlich unregelmässige Gestalt.

Der Bau der ganzen Drüse ist ein noch kompakterer geworden, d. h. es ist noch mehr sezernierendes Gewebe auf der Einheit des Raumes zusammengedrängt, und damit hängt

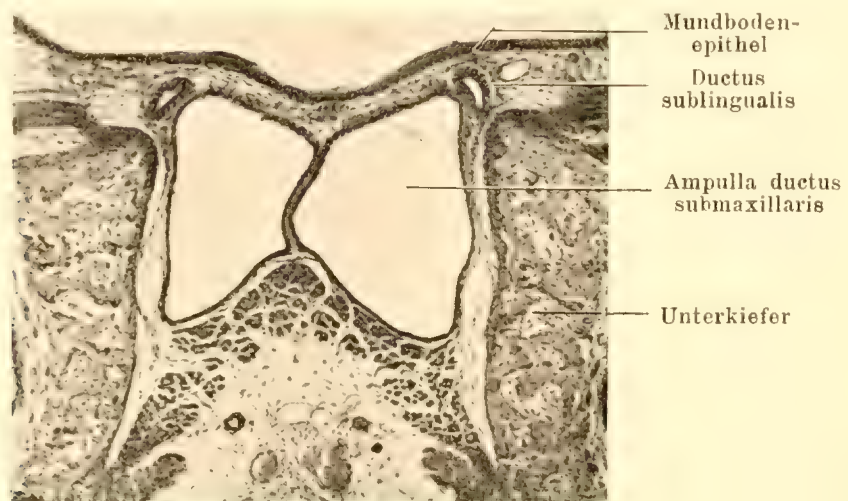



Fig. 15.

es denn auch letzten Endes zusammen, dass der Bau der Drüse einheitlicher geworden ist. Alle Läppchen, wo auch immer sie gelegen sein mögen, zeigen das nämliche Bild, es finden sich Endstücke und Teile des ausführenden Systems nebeneinander, und alles ist so eng gelagert, dass nur gerade so viel Bindegewebe bleibt, wie unbedingt notwendig ist, um die hin- und abführenden Gebilde einzuhüllen und zu geleiten. Dadurch kommt es denn auch, dass die einzelnen Epithelteile noch mehr Biegungen und Windungen durchmachen müssen, und dass es nur relativ selten gelingt, ein bedeutenderes Stück des ausführenden Systems in einem Schnitte zur Ansicht zu

bekommen. Das ist ohne Frage schon ein Zustand, der dem bleibenden ziemlich nahe kommt.

Wenn man dies Stadium mit seiner ganz engen Lagerung der einzelnen Teile mit einem früheren vergleicht, dann findet man, dass der Raum, der der Drüse jetzt zur Verfügung steht, kaum zugenommen hat, und wenn sich nun jetzt noch mehr funktionierende Substanz darin findet, dann ist das eben nur auf die Weise zu erklären, dass in das Bereich jedes der Äste des ausführenden Systems jetzt eine bedeutendere Anzahl von sezernierenden Zellen gehört; das kommt zunächst dadurch zustande, dass die einzelnen Endknospen ihre runde und ovale Form immer mehr aufgegeben und eine längliche Form angenommen haben, was seinerseits nur wieder der Ausdruck dessen ist, dass alle Endkolben eine Vermehrung der Zellen erfahren haben, und indem diese sich immer mehr ausdehnen wollten, stiessen sie aneinander und waren so gezwungen, nebeneinander herzuwachsen und in die Lücken zwischen die einzelnen Haufen einzudringen. So mussten sie dann eine den jeweiligen Verhältnissen entsprechende Form annehmen, wohl in der Mehrzahl der Fälle eine längliche. Es ist also, wenn nicht besondere Verhältnisse vorliegen, die Schlussform der einzelnen Endkolben nicht allein abhängig von dem eigenen Wachstum, sondern auch von dem seiner Nachbarn. In der Mehrzahl der Fälle ist diese Schlussform eine längliche, und dabei vielfach keine einfache gestreckte, sondern es liegen die Verhältnisse meist so, dass das betreffende Endstück, um den Nachbarn auszuweichen, mitunter mehrere Krümmungen und Biegungen machen muss, so dass also von dem Verlauf in einer Ebene gar keine Rede sein kann.

Die einzelnen Teile des ganzen Systems sind besser ausgebildet und man kann Sekretröhren, Schaltstücke usw. besser voneinander trennen wie zuvor, worauf unten näher einzugehen sein wird, das eine kann aber doch vielleicht gleich hier be-

merkt werden, dass nämlich alle Teile des ausführenden Systems, wenn sie im Querschnitt gefunden werden, vielfach, wenn auch nicht immer, in der Mitte des betreffenden Läppchens gelegen sind.

Die Gestalt der einzelnen Läppchen hat nichts Charakteristisches mehr, ebenso wie auch die Anordnung dieser keine Besonderheiten mehr bietet, die eigenartige Reihenanordnung früherer Zeiten ist geschwunden, offenbar dadurch, dass

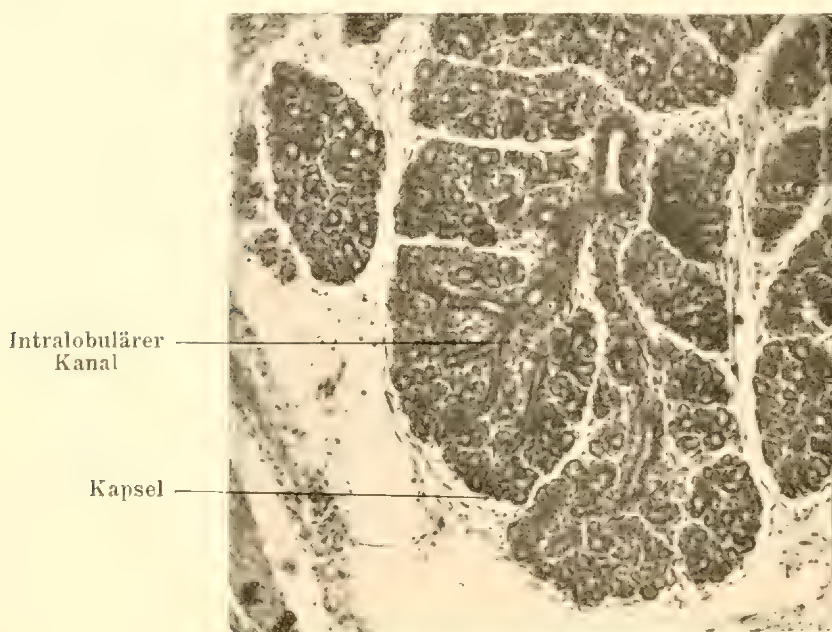



Fig. 16.

zwischen die lose gelagerten Bezirke sich neue eingeschoben haben, dann aber auch, weil sich die Läppchen weiter gespalten haben. Dadurch wird das Bild der Drüse einheitlicher.

Auf der lateralen Seite liegt die Sublingualis in einer Aussparung der Submaxillaris, und gerade an dieser Stelle findet sich der Hilus der Drüse. Hier verlässt also der Hauptausführungsgang die Drüse und läuft dann noch eine Strecke weit an dem oberen Rande der Sublingualis entlang, ehe er nach vorne weiter zieht. Wenn man ihn vom Hilus aus in der Richtung auf die Endkolben verfolgt, dann findet man, dass

er sich bald aufspaltet in eine Reihe einzelner Äste, die nach allen nur denkbaren Richtungen auseinandergehen. Das ist eine gewisse Weiterbildung gegen früher, denn noch im Stadium zuvor war die Ausbreitung der Epithelgänge teilweise eine einseitige, jetzt tut aber die Ausbreitung der Äste des Hauptausführungsganges dar, dass die Drüse sich nach allen Seiten gleichmässig entwickelt, es kommt also der Gang noch mehr zentral zu liegen, wie ehemals. Die von diesem Hauptgange ausgehenden Seitenäste müssen nach ihrer Trennung oft eine bedeutende Strecke weit verlaufen, ehe sie das Läppchen erreichen, in das sie eindringen; auf ihrem Wege dahin ziehen sie in Septen eingebettet, oft begleitet von Gefässen. Dadurch erhalten die Septen eine bedeutendere mechanische Festigkeit gegen Einwirkung von Zug und Druck, und es ist noch eine unentschiedene Frage, wie weit diese Septen die Ausbildung tertiärer Läppchen beeinflussen. Wenn das in der Tat der Fall sein sollte, dann würde man den wahren Grund wohl im Gang und nicht im Bindegewebe zu suchen haben, und wir hätten dann hier ein Beispiel der indirekten Beeinflussung der Epithelien des tertiären Läppchens durch die Epithelien eines Teiles des Ausführweges.

In der Regel dürfte wohl zu jedem Läppchen immer ein Ast des ausführenden Systems gehören (cf. Fig. 16), es finden sich aber auch sicher Fälle, wo in ein und dasselbe Läppchen zwei Äste eindringen. Das ist eine Variante, der man eine besondere Bedeutung wohl kaum beimessen kann.

---

Gelegentlich der Untersuchung der Submaxillaris des Schweines konnte gezeigt werden, dass man ausser dem Verlaufe der Epithelgänge auch das feinere Verhalten der einzelnen Zellen untersuchen muss, und was in dieser Beziehung bei der Maus gesehen werden konnte, das sollen die folgenden Zeilen

berichten. Wenn man die feineren histologischen Verhältnisse der Drüsenanlage untersuchen will, so ist es notwendig, nicht nur die Stelle anzusehen, wo der Epithelzweig sich von der Mundhöhlenbedeckung absondert, sondern auch die Nachbarepithelplatten, die ja als seine Matritze zu betrachten sind, mit in den Bereich der Untersuchung einzubeziehen. Gelegentlich früherer Untersuchungen konnte ich feststellen, dass die Epithelzüge, die die Zunge resp. die seitliche Mundbucht auskleiden, nicht ganz identisch sind: „An[1]) der Stelle, wo das von der seitlichen Mundbucht kommende Epithel sich mit dem der Zunge vereinigt, also direkt an der Wurzel der Drüsenleiste, haben beide Epithelzüge ihre typische Gestalt und Anordnung, ersteres ist etwa 4—5-, letzteres 2—3 reihig. Von dieser Stelle an — auf der Seite der Zunge ein wenig vorher werden die Zellen grösser, dadurch die Epithelstreifen breiter, und gleichzeitig verändern sich die Zellen so, dass sie ihre abgeplattete Form, die sie als Deckepithelien der Mundhöhle haben, mit einer mehr runden resp. cylindrischen Form vertauschen. Es ist dies insofern ganz besonders interessant, als sich hier gleich bei der ersten Anlage durch die Veränderung der Zellform zeigt, dass diese Zellen zu einer spezifischen Tätigkeit bestimmt sind, die sich von der ihrer Mutterzellen, von der Aufgabe des einfachen Deckens und Schützens, ganz wesentlich unterscheidet.“ Ähnliche Verhältnisse finden wir auch bei der Maus.

Untersucht man bei einem Stadium, das kurz v o r der Bildung der Drüsenanlage steht, die Stelle, wo sich später das Organ anlegt, so kann man an den Zellen keinerlei Veränderung erkennen. Der Epithelbelag der Zunge und der der Wange zeigen beide die für die betreffenden Epithelstreifen charakteristische Form und Gestalt und deuten in keiner Beziehung an,

[1]) cf. Nr. 42. S. 9. Z. 5 v. u.

dass später hier die Stätte für die Abzweigung eines Organes zu suchen ist. Da die Drüse in dem Moment, wo sie in die Entwickelung eingetreten ist, sehr schnell wächst, so ist es nicht möglich, gerade den Zeitpunkt festzuhalten, wo sich eben die erste Verdickung findet. Das jüngste Stadium, das ich in dieser Beziehung untersuchen konnte, ist oben beschrieben, wenigstens in bezug auf den groben Verlauf des Epithelstranges, und es liessen sich daran folgende feinere Verhältnisse finden.

Stadium I. (Helene.) In dem Masse wie der Zellstrang durch Vermehrung der einzelnen Zellen an Umfang zunimmt, sich dadurch jene typische Krümmung auszubilden beginnt, und das Ende des Zuges der Stelle der späteren Lage zustrebt, macht sich eine Differenzierung der Zellen bemerkbar, und es erklärt sich daraus denn auch ganz leicht, dass das Bild, das die einzelne Zelle gibt, verschieden sein wird, je nach der Stelle, die man untersucht. Es ist eine ganz allgemeine Erfahrung, dass im allerersten Anfang die Differenzierung der Zellen als Einzelindividuum nicht allzu stürmisch voranschreitet, und dass man mehr durch ihre Lagerung und den Eindruck, den die Stelle als Ganzes hervorruft, die Ortsbestimmung der Anlage machen kann. So wie die Epithelien der Drüsenanlage sich in der für sie charakteristischen Weise differenzieren, um ihrem Endzustand, dem Drüsenepithel, näher zu kommen, so schlagen auch die Epithelien des Mundbodens ihre eigenen Wege ein, denn sie sollen später zu Deckenepithelien werden. Daraus ergibt es sich denn ganz von selbst, dass beide Zellengruppen ihrem Mutterboden immer unähnlicher werden müssen.

Die Bilder darf man nicht ohne weiteres miteinander vergleichen, denn man darf nie vergessen, dass die Ebene, in der man die einzelnen Zellen sieht, von Fall zu Fall verschieden ist, je nachdem ob man einen genauen Querschnitt des Stranges oder einen Schrägschnitt oder, wie in der Gegend der Mündung,

einen Längsschnitt zu untersuchen hat. Solange der Strang äusserlich noch keine Gliederung zeigt, kann man ihn auch histologisch einheitlich auffassen, und die oben gemachte Einteilung in Hals und Kopf ist zunächst nur eine rein orientierende, weil sich daraus noch keinerlei sichere Schlüsse für die spätere Entwickelung ergeben. Sobald jedoch Seitensprossen und Knospen da sind, zwingt das ganz allein zu einer Sonderung der Besprechung.

Die Zellen des Mundes sind nun auch schon nicht mehr ganz einheitlich gebaut, denn es unterscheidet sich z. B. das Epithel der seitlichen Mundbucht deutlich von dem des Zungenbelages. An ersterer Stelle sieht man eine Reihe ziemlich gleichmässig gebauter Zellen, die alle schön nebeneinander liegen, einen grossen blasigen Kern haben, der den grössten Teil der Zelle für sich in Anspruch nimmt, und gleichmässig rund erscheinen. Kernteilungsfiguren können reichlich beobachtet werden. An manchen Stellen, wo die Zellen dichter zusammenliegen, sind sie ein wenig länglich, was offenbar auf rein mechanische Ursachen zurückgeführt werden kann. Dies Verhalten gilt nicht für alle Teile der Mundbucht, es sollen damit nur die Stellen charakterisiert werden, die nicht die Anlage späterer spezieller Organe darstellen, denn an den Stellen, wo die Zahnleiste sich bildet, oder wo die Umwachsungsränder der Kiefer angelegt werden (Sulcus alveololingualis und alveolobuccalis), da finden wir auch jetzt schon ganz spezielle Verhältnisse, auf die hier einzugehen zu weit führen würde. Die Epithelien der Zungenoberflächen sind den eben geschilderten vielfach ähnlich, jedoch sieht man hier meist zwei Reihen Zellen, von denen die eine, die der freien Mundhöhle zugekehrt ist, eine ganz platte Form angenommen hat, während die andere noch im primitiveren Zustande verharrt. Diese zuletzt genannten Zellen sind gross, glasig, palisadenartig aneinander gelegt, und die Achsen der Kerne, die überall

Kernteilungsfiguren zeigen, stehen in einem Frontalschnitt senkrecht auf der Oberfläche der Zunge. Da nun die obere Reihe abgeplattet ist, und die Kerne naturgemäss, wenn sie einen grossen Teil eines platten Zelleibes einnehmen — wie das hier der Fall ist —, eine Längsachse zeigen müssen, die mit der Längsachse des Zelleibes zusammenfällt oder wenigstens ihr parallel läuft, so ergibt sich hieraus, dass wir hier zwei Arten von Zellen haben, die so gelagert sind, dass die Achse der einen senkrecht steht auf der Achse der anderen. Hiermit ist eine deutliche Differenzierung gegeben, denn aus dem eben geschilderten Verhalten geht fraglos hervor, dass das Epithel der Zunge anfängt, sich zum typischen Deckepithel umzuwandeln.

Je mehr man nun von der Oberfläche der Zunge zum Rande hingeht, um so mehr verschwindet das typische Verhalten; schliesslich finden wir mehrere Reihen von Zellen, die einander ganz ähnlich sind, eine runde Gestalt haben, keine gegenseitige Abplattung zeigen, und von den primitiven runden Bindegewebszellen nur mühsam unterschieden werden können, eine ausgesprochene Deckschicht fehlt hier. Der Übergang dieser Epithelien in die Drüsenepithelien der Anlage ist ein ganz allmählicher, so dass man kaum eine genaue Grenze ziehen kann und sagen darf, diese eine Zelle gehört noch dem Deckepithel der Mundhöhle an, oder jene da ist schon eine Zelle der Drüse selbst.

Diese besteht jetzt überall aus einem zweireihigen Epithel, das zwar noch sehr primitiv aussieht, dennoch aber eine gewisse Differenzierung erkennen lässt, sowohl seinem ursprünglichen Mutterboden gegenüber, als auch schon untereinander. Die ganz primitive Kugelform der einzelnen Zellen ist jetzt schon aufgegeben worden, und fast alle Zellen lassen mehr oder weniger deutlich eine grössere und eine kleinere Achse erkennen; in Flächenbildern erscheinen sie länglich, oval, in

Mittelstellung zwischen Ellipse und Kreis. Da man sich diese Bilder aber zu körperlichen Vorstellungen ergänzen muss, so darf man vielleicht sagen, dass die Gestalt etwa eine eiförmige geworden ist. Da, wo man auch jetzt noch die Zellen als runde Gebilde sieht, kann man wohl annehmen, dass man sie im Querschnitt betrachtet, freilich mit der Einschränkung, dass zwischen diesen eiförmigen Zellen sich denn doch ab und zu eine kugelige findet.

In diesem Teile der Anlage, die der Mündung benachbart ist, ist eine genaue Ordnung der Zellen noch nicht durchgeführt. Man kann mit Sicherheit noch keinerlei Prinzip erkennen, nach dem die Zellen aufgereiht sein könnten, noch erscheint alles ziemlich wirr durcheinander. Die Achsen der einzelnen Zellen, soweit solche überhaupt erkannt werden können, laufen bald einander parallel, bald stehen sie aufeinander senkrecht, bald bilden sie einen stumpfen, dann wieder einen spitzen Winkel. Eins scheint mir aus alledem aber doch hervorzugehen, dass nämlich die äussere Reihe von Zellen eine grössere Anzahl einzelner Individuen zeigt, die einzelnen Zellen liegen scheinbar dichter, wenn auch eine dadurch bedingte gegenseitige Beeinflussung zurzeit noch nicht erkannt werden kann. Ein Präparat, das das Ende des Ausführganges genau im Längsschnitte zeigte, bietet ein etwas anderes Bild und deswegen muss hier ein wenig näher darauf eingegangen werden.

Das Auffallendste ist, dass ein ganz deutlicher Spalt gesehen werden kann, der an seiner typischen Begrenzung und an der Veränderung der ihn umschliessenden Zellen leicht als Lumen erkannt werden kann, und eine Verwechselung mit einem Kunstprodukt unmöglich macht. Dieser Schnitt zeigt eine viel deutlichere Zweischichtung als alle anderen des nämlichen Stadiums, ganz besonders auch deswegen, weil die an das Lumen grenzenden Zellen eine andere Stellung der Längsachse haben als die tiefere Zone. Trotzdem hier also eine

bessere Differenzierung vorhanden ist, kann man die Grenzen gegen die Deckepithelien der Mundhöhle nicht genau durchführen.

An der Mündung des Ganges findet sich eine Zone von Zellen zwischen die Deckepithelien und die Drüsenepithelien eingeschoben, die offenbar aus mechanischen Ursachen heraus eine ganz langgestreckte cylindrische Form zeigen, und in den Fällen, wo der Zelleib in der Mitte ein wenig eingeschnürt ist, ergibt sich eine Biskuitform. Diese Zone ist nicht sehr breit und findet sich auf der Seite der Zunge deutlicher ausgeprägt wie auf der der seitlichen Mundbucht. Wenn man nun Teile der Anlage untersucht, die weiter entfernt von der Mundbucht liegen, dann findet man in Querschnitten des Epithelganges, dass, je mehr man sich dem distalen Ende nähert, die Verhältnisse um so primitivere werden. Die im oberen Teile gewonnene Anordnung der Zellen verliert sich fast ganz, und von der typischen Lagerung in zwei Reihen bleibt bald weiter nichts übrig wie eine etwas dichter gelagerte Randschicht, deren Zellen länglich erscheinen; diese platten sich gegenseitig ein wenig ab, liegen mehr oder weniger gepresst, sich dadurch in ihrer Form verändernd. Die Längsachse all dieser Zellen zeigt nach dem Mittelpunkte des gesamten Zellhaufens. Innerhalb der Randzone findet man fast ausnahmslos runde, d. h. kugelige Zellen, wirr durcheinander ohne jegliches Prinzip einer Anordnung.

Aus der weiteren Lagerung und aus ihrem bläschenförmigen Aussehen kann man schon den Schluss ziehen, dass man hier ganz primitive Zellen vor sich hat, und die enorm reichlichen Kernteilungsfiguren (kaum ein Kern befindet sich in Ruhe) zeigen, dass wir uns in der Nähe eines ausgesprochenen Wachstumszentrums befinden müssen. Das macht es uns denn auch erst erklärlich, wieso die Drüsenanlage so enorme Fortschritte im Wachstum zeigen kann. Solange noch ein Lumen zu er-

kennen war, finden wir Verhältnisse, die immerhin noch eine gewisse Anordnung der Zellen erkennen lassen. Daraus kann man schon zur Genüge sehen, wie enorm wichtig die Lumenbildung für das gesamte Verhalten der Zellen ist. Die hier befindlichen Zellen sind alle auf die Lumenbildung eingerichtet und streben ihrem Endziel, die Begrenzung dieses zu bilden, schon in diesem frühen Stadium zu. Auf die Lumenbildung selbst soll erst in späteren Stadien eingegangen werden.

Ganz am Ende des Epithelganges finden sich nur wirr durcheinander liegende Zellen, die rastlos in die Tiefe dringen, zu einer Differenzierung, auch der einfachsten Art, ist es nicht mehr gekommen, und als Ausdruck dessen finden wir denn auch keine Randzone mehr. Es macht den Eindruck, als ob den Zellen nicht die Zeit bliebe, um sich zu differenzieren, und als ob sie, kaum entstanden, sofort sich zur neuen Teilung anstellen müssten. So ist denn an dieser Stelle alles auf das Wachstum nach distal eingerichtet, und es ist keine Frage, dass eine ganz primitive Zelle, die noch keinerlei irgendwie geartete Veränderungen durchgemacht hat, eher zum Wachstum und zum Vordringen neigt, wie eine, die sich für eine ganz spezielle Aufgabe einseitig umzuwandeln begonnen hat. Wie primitiv hier die Drüsenzellen noch sind, geht am besten aus dem einen Umstande hervor, dass ihre Abgrenzung gegen die ganz indifferenten und keinerlei Spezialisierungsprozess bisher unterworfenen Bindegewebszellen der Umgebung kaum durchgeführt werden kann. Auf welche Weise man hier eine Scheidung vornimmt, welche Hilfsmittel und Wege etwa zur Verfügung stehen, um zu erkennen, was Epithel- und was Bindegewebszelle ist, das soll bei der Besprechung des Bindegewebes ausgeführt werden.

Stadium II. (Albert.) Sobald die Anlage nicht mehr die eben geschilderte primitive Form zeigt, sondern sich ein deutliches Endstück und Halsstück auszubilden beginnt, und

damit auch eine fortschreitende Differenzierung nicht nur der einzelnen Zelle, sondern auch der einzelnen Abschnitte der Anlage eintritt, wird es notwendig, eine Sonderung in der Besprechung Platz greifen zu lassen; es soll zunächst das Verhalten der Epithelien an der Mündungsstelle, dann das des Hauptganges, und zum Schluss das der Seitenzweige und Endstücke besprochen werden.

Mündungsstelle. Das oben angedeutete Prinzip der Zellagerung muss sich immer weiter herausbilden, und es kann daher denn auch nicht wunderbar erscheinen, wenn schon das vorliegende Stadium uns die Stelle der Mündung einigermassen genau umschrieben erkennen lässt. Auf eine Eigentümlichkeit kann vielleicht schon hier hingewiesen werden, dass nämlich zu Anfang eine breite Mündung vorhanden ist, ganz im Gegensatz zu späteren Stadien, die teilweise eine Mündung gar nicht erkennen lassen, teilweise eine so enge besitzen, dass sie selbst nicht gesehen werden kann und nur aus der Zellform geschlossen werden muss. Dies eigenartige Verhalten findet zunächst keine Erklärung, ja es steht mit der Lumenbildung, die mit zunehmendem Alter des Embryo voranschreitet, scheinbar in Widerspruch. Hier müssen sehr eigenartige Prozesse vor sich gehen, denn wenn nur die Mündung fernerhin so geblieben wäre, wie wir sie zu Anfang fanden (wo sie recht gut gesehen werden konnte), dann müsste sie auch später noch deutlich zu finden sein. Da dem nun nicht so ist, so muss man annehmen, dass durch das Wachstum der Epithelien die Mündung verengt, wenn nicht ganz geschlossen wird. Dass auch sonst an dieser Stelle besondere Veränderungen vor sich gehen, ist ganz allgemein bekannt, denn man weiss, dass bei vielen Tieren, die anfangs eine getrennte Mündung der Drüsen an dieser Stelle haben, später eine gemeinsame gefunden wird.

Wie im vorhergehenden Stadium die Stelle der Mündung noch nicht so genau umschrieben war, dass man eine bestimmte

Zelle als zur Drüse, eine andere als zum Epithel des Mundes gehörig ansehen konnte, so finden wir das nämliche auch jetzt noch. An der Wurzel der Drüsenanlage gehen die bekannten Veränderungen vor sich, indem nämlich die platten Zellen des Deckepithels verschwinden und ersetzt werden durch die primitiveren Drüsenzellen, gleichzeitig werden die Epithelstreifen als Ganzes breiter. Die der freien Mündung zugekehrten Zellen zeigen ganz das nämliche Verhalten, wie all die anderen Zellen an dieser Stelle, eine Besonderheit, bedingt etwa durch das Lumen oder die Mündung, besteht in diesem Stadium noch nicht. Die Zellen selbst sind bläschenförmig mit grossen gut färbbaren Kernen. In diesem Stadium ist der Zusammenhang mit dem Epithelbelag der Mundhöhle noch ein ziemlich grosser, d. h. der eingesenkte Epithelteil hat die Gestalt einer Leiste.

Es ist eine ganz natürliche Erscheinung, dass das eben geschilderte Verhalten nicht an allen Stellen gefunden wird, an manchen Schnitten ist der Übergang der einen Zellform in die andere ein viel plötzlicherer, und es kann die Grenze zwischen Deckepithelien und Drüsenepithelien viel genauer gezogen werden, andererseits findet man, ganz besonders beim Übergang in die Epithelien der seitlichen Mundbucht, dass letztere kurz vor der bezeichneten Stelle eine Veränderung zeigen, indem die einzelnen Zellen lang und gestreckt erscheinen; freilich muss man hier immer im Auge behalten, dass wir uns in unmittelbarer Nähe der Anlage der Sublingualis befinden, denn die Anzahl von Zellen, die zwischen beiden Drüsenanlagen zu sehen ist, ist eine sehr beschränkte. Zahlenmässig kann das kaum angegeben werden, denn abgesehen davon, dass die Schnitte nicht unbedingt das kürzeste Spatium zeigen, kann man auch deswegen eine Zählung schwer vornehmen, weil die Zellen nicht ganz gleichmässig dicht gelagert sind und sehr häufig zwischen den einzelnen Zellen der oberen Schicht die der darunter befindlichen ebenfalls gesehen werden, wodurch dann die Zählung jeden Wert verlieren würde.

Zu dieser Zeit besitzt die Anlage kein Lumen, doch lässt eine etwas lockere Zellagerung in den mittleren Teilen des ganzen Gebildes die definitive Lumenbildung vorausahnen. Diese typische Zellagerung kann auch an den Stellen gesehen werden, wo die Anlage direkt an die Mundhöhle anstösst, also an der Stelle der späteren Mündung selbst. Karyokinetische Figuren werden allenthalben gefunden und es ist dies offenbar der Ausdruck dessen, dass auch diese Stelle nicht in Ruhe bleibt, sondern durch Vermehrung von Zellen eine Umwandlung ihrer äusseren Gestalt und eine Änderung ihrer Lage durchzumachen haben wird. Hiermit steht jedoch nicht im Zusammenhang, dass die Mündung jetzt noch seitlich der Zunge, später aber unter dieser gefunden wird. Der Prozess der Verlagerung der Mündung kommt nicht allein durch eine Verlängerung des Ganges zustande, sondern ist zum Teil ein passiver, hervorgerufen durch die Umwachsung der Zunge. Um mit der Streckung der Zunge Schritt halten zu können, bedürfen wir der Kernteilungsfiguren, mit anderen Worten eines Wachstums nach vorne.

Stadium III. (Herbert.) Das nächste Stadium bringt keine sehr bedeutende Veränderung in bezug auf den feineren Aufbau der Mündungsstelle. Wohl sieht man, dass eine Weiterentwickelung stattgefunden hat, die Zellen dichter aneinander gelagert sind und eine mehr längliche Form angenommen haben, offenbar aus Mangel an Platz, denn wenn die Gewebe auch noch nicht die Festigkeit zeigen, die diesen Stellen später eigen ist, und wenn die Zellen auch noch nicht so schön der Reihe nach geordnet sind, wie beim erwachsenen Tier, so kann man doch schon, gegenüber dem Stadium zuvor, einen Unterschied erkennen. Da, wo die Zellen eine bogenförmige Linie zu beschreiben haben, findet man zwischen den mehr gleichmässigen eingeschoben mehr keilförmige Elemente, die die spitze Kante dem Krümmungsmittelpunkt zukehren; auch sieht man Zellen

mit Biskuitform, an den Enden breiter, in der Mitte mehr eingekerbt.

Die Ansicht über den Raummangel findet ihre Stütze ganz besonders dadurch, dass man nun nicht mehr zwischen den Zellen die tiefere Schicht erkennen kann, und dann auch im Vergleich zum Bindegewebe, dessen Elemente alle noch rund und weit gelagert sind, schliesslich kann die Keilform der Zellen eventuell auch noch in diesem Sinne gedeutet werden.

Die Mündungsstelle geht einerseits in die eigentliche Drüsenanlage, andererseits in das Mundepithel über. Die Abgrenzung dieser Zone gegenüber dem Bindegewebe ist fast an allen Stellen leicht, denn abgesehen davon, dass die Zellen anders geordnet sind, ist fast überall noch eine feine Linie zu erkennen, deren Natur als Basalmembran keiner weiteren Erklärung bedarf. Es ist noch unklar, ob man diese zum Bindegewebe oder zum Epithel zu rechnen hat, und auch das vorliegende Präparat lässt keinen Schluss in dieser Richtung zu. Durch ihr Auftreten kann man mit Sicherheit sagen, dass alles, was diesseits liegt, zum Epithel, alles, was jenseits liegt, zum Bindegewebe zu rechnen ist.

Der an manchen Stellen zu findende Spalt, der Vorläufer des sich hier bildenden Lumens, kann auch an der Stelle der Mündung gefunden werden, so dass also die Zellen der Zungenseite getrennt gesehen werden können, von denen der Wangenseite. An anderen Stellen findet man dann zwischen beiden Zelleisten eingelagert lose Zellen, die scheinbar keinen Zusammenhang mit den anderen haben. Dies kann man sich etwa folgendermassen erklären: Der Spalt ist ein durch die Zellen unregelmässig begrenzter Hohlraum, und dadurch, dass von einem Teil der Wand aus, der sonst noch nicht mitgetroffen ist, eine einzelne Zelle weiter vorspringt, kann es den Anschein erwecken, als ob die Zelle ohne Zusammenhang mit den anderen sei.

Stadium IV. (Max.) In Anlehnung an frühere Stadien, die eine leistenförmige Anlage der Submaxillaris zeigten, findet man jetzt die eigentliche Drüsenanlage ausgehend von einer an den Seiten der Zunge gelegenen Rille, einer Art Krypte. Diese Krypte nun stellt, wenigstens in bezug auf den Bau der einzelnen Zellen und auf die Anordnung dieser, die Stelle der Mündung dar, indem sie annähernd die Mitte hält zwischen den Befunden an den Epithelien des Mundes und denen der Drüse selbst. Die Krypte hat eine ziemliche Ausdehnung von vorn nach hinten, wesentlich grösser als die eigentliche Mündung der späteren Drüse. Der Befund an den einzelnen Zellen auf der buccalen Seite der Anlage ist nicht sehr wesentlich verändert gegenüber einem früheren Stadium; auch jetzt findet man noch deutlich langgestreckte Zellen, ferner keilförmige und eingeschnürte, wenngleich auch der ganze Befund nicht mehr so typisch ist wie ehedem.

Die Veränderungen auf der lingualen Seite sind weitergehende, denn ganz plötzlich verschwinden die platten Deckepithelien des seitlichen Zungenbelages, und die unter dieser Schicht gelegenen gleichmässig gebauten Zellen mit ihren dunklen Kernen weichen grossen, mehr oder weniger primitiven Zellen mit Kernen, die nur relativ wenig Farbe aufnehmen. Die Zellen sind wohl ein wenig differenziert, aber immerhin doch sehr primitiv und den Bindegewebszellen der Umgebung noch ganz ähnlich. Die im früheren Stadium so deutlich trennende Basalmembran ist nicht zu finden, und aus dem Grunde ist die Abgrenzung gegen die Umgebung schwieriger wie zuvor.

Die Beziehungen zum Lumen resp. zu der dem Lumen vorangehenden Spaltbildung sind unverändert geblieben, vielleicht dass an der Mündung der Spalt selbst nicht so an Grösse zugenommen hat wie an anderen Stellen der Anlage.

Erwähnt werden muss noch die Beziehung zur Sub-

lingualis; anfänglich fanden sich die Anlagen beider Organe in einer Höhe nebeneinander, nun aber tritt eine Trennung ein, denn die Mündung der Submaxillaris liegt jetzt weiter nach vorn, als die der Sublingualis. Dies kann auf zweierlei Weise zustande kommen. Einmal, indem die Mündung der Sublingualis nicht in dem Masse nach vorne wächst, wie die der Submaxillaris, so dass erstere also beim Vorwachsen der Zunge nach und nach zu weit nach dorsal verlagert werden muss, dann aber besteht auch noch die Möglichkeit, dass direkt eine Verlagerung nach distal erfolgt, letzteres erscheint mir jedoch unwahrscheinlich, denn dann müsste die Entfernung der Mündungen erheblich schneller zunehmen und auch zum Schlusse eine viel bedeutendere sein, als es sich aus den Präparaten ergibt. Diese Veränderung in den gegenseitigen Beziehungen ist natürlich für die Drüse nicht ohne Bedeutung. Man wird immer am meisten nach mechanischen Ursachen suchen müssen, weil diese uns ja am leichtesten zugänglich sind, doch kann man für diese Veränderung die Sublingualis nicht verantwortlich machen, wie es sonst ja bei den nahen Beziehungen, die die beiden Drüsen miteinander haben, leicht denkbar wäre.

Vielleicht kann man den Grund im Wachstum des Bindegewebes suchen, das sich zwischen Meckelschem Knorpel, Drüsenanlage und Mundepithelien ausbreitet und das ganz auffallenderweise ein viel dichteres Gefüge zeigt, wie anderes Bindegewebe. Es steht dies wiederum in Beziehung zur Bildung der Kapsel der Submaxillaris. Die Korrelationen zwischen Bindegewebe und Epithel, und den Einfluss, den beide Gewebe aufeinander ausüben, darf man nie ganz ausser acht lassen, wissen wir doch aus den Untersuchungen von Flint, dass das Bindegewebe eine bedeutende Rolle spielt. Man hat aufgehört, diesem Gewebe das Amt eines Lückenbüssers zuzuerteilen, das nur den Zweck haben soll, den Raum zwischen

den Organen auszufüllen, es kommt ihm in vieler Beziehung wohl eine direkt formgebende Rolle zu; so vielleicht auch im vorliegenden Falle.

Stadium V. (Haenlein.) Im nächsten Stadium ist wegen der Umwachsung der Zunge die Stelle der Einmündung nur schwer abzugrenzen, denn sie findet sich gerade an der Stelle, wo die Krypte sich ein wenig nach vorne verlängert, doch kann an einer Stelle der Übergang ziemlich genau erkannt werden. Der Befund ist kurz folgender: Das typische Epithel der Zunge resp. das der seitlichen Kieferpartie erscheint plötzlich abgelöst von einem höheren mehr cylindrisch geformten Gebilde, das ist die Stelle, wo die beiden Epithelarten zusammentreffen. Die Zellen liegen hier viel enger aneinander geschmiegt, gleichsam gepresst, und die gleich anfänglich zu beobachtende Knickung des Ganges tut dar, dass die Zellen, die sich offenbar schneller vermehren als die Streckung nach vorne es eigentlich zulässt, sich auf diese Weise Raum zu schaffen suchen. Demnach kann es uns dann auch nicht weiter überraschend kommen, dass die Gestalt der Zellen, trotz der allen eigentümlichen länglichen Form, eine sehr wechselnde ist, und dass man neben wirklichen Cylinderzellen solche findet, die Keil- und Biskuitform haben. Mitunter erscheint eine Zelle gewissermassen von zwei anderen aus ihrer Lage herausgepresst, nur noch mit dem letzten Ende zwischen ihre Nachbarn hineinragend. Die Achse der Zellen ist demzufolge natürlich nicht überall gleich gerichtet, und wenn auch im allgemeinen wohl gilt, dass diese annähernd senkrecht zum Verlauf des Ganges gefunden wird, so sieht man doch an manchen Stellen solch ein buntes Durcheinander der Zellachsen, dass man eine Richtung beim besten Willen nicht finden kann. Ich bin mir wohl bewusst, dass die Feststellung der Zellachse keine grosse Bedeutung hat, aber ich meine, dass in vielen Fällen daraus dennoch einige Schlüsse gezogen

werden können, die uns manchen mechanischen Vorgang verständlich machen; so sind sie im vorliegenden Falle ein ganz guter Indikator für die Schnelligkeit des Wachstums, für den Druck, unter dem die Zellen vermutlich stehen und für die Ebene, in der die Zellteilung in der Regel wohl erfolgt. Dass zwischen die länglichen Zellen auch runde eingestreut sind, ist prinzipiell ohne Bedeutung, indem dies einmal innerhalb der Grenzen der Variabilität liegt, dann aber auch kann das dadurch zustande kommen, dass die Zellteilung einmal in anderer Ebene erfolgt ist, wir anstatt des Längsschnittes einen Querschnitt betrachten. Auffallend ist, dass trotz des enormen Vermehrens der Zellen die Zahl der Kernteilungsfiguren nicht grösser ist, wie an anderen Stellen des Zungen- oder Wangenepithelbelages. Man muss das im Auge behalten, um nicht zu falschen Schlüssen zu kommen.

Stadium VI. (Alex.) Die gradlinige Ausmündung ist aufgegeben, denn durch die Umwachsung der Zunge kommt es, dass die Mündung von der Seite dieses Organes unter dasselbe zu liegen kommt. Als Zwischenstadium finden wir einen Zustand, wo die Einmündung mehr von der Seite her erfolgt, offenbar hat nämlich der Umwachsungsrand die Einmündungsstelle nach medial und unten mechanisch mit sich gezogen. Die Krypte als solche findet sich noch immer, nimmt aber dauernd an Umfang und Bedeutung ab, und kann demnach nur als eine transitorische Bildung angesehen werden; eine Krypte im eigentlichen Sinne ist sie also nicht mehr. Das Epithel dieser Stelle zeigt jetzt kaum noch einen Unterschied gegenüber dem Deckepithel anderer, vielleicht nur mit der Abweichung, dass die oberste Zellage nicht ganz so platt ist. Die Ausmündungsstelle selbst ist gut charakterisiert und ziemlich scharf gegen die Umgebung abzugrenzen. Das Lumen ist an dieser Stelle ganz deutlich und hat etwa die Breite einer halben Zelle der Wand. Diese ist mehrschichtig, die Zellen

nicht ganz genau symmetrisch in Lagen geordnet, so dass man eine Zählung der in der Wand sichtbaren Reihen nicht durchführen kann. Im allgemeinen sind die Zellen wie im Stadium zuvor länglich mit der grösseren Achse senkrecht zur Wand eingestellt, doch findet man auch Zellen, deren Achse einen Winkel dazu bildet, ebenso wie auch andere Zellformen gesehen werden. Der Kern selbst bietet wenig Interessantes und unterscheidet sich kaum von dem anderer embryonaler Epithelzellen.

Die Abgrenzung gegen das Bindegewebe kann gut durchgeführt werden, zwar ist die Basalmembran nicht in dem Masse vorhanden, wie anfänglich, aber die Zellen des Bindegewebes der Umgebung zeigen eine Lagerung, die keinen Zweifel aufkommen lässt, denn einmal ist ihre Reihenzahl grösser, zweitens liegt ihre Achse so, dass sie tangential zu dem Epithelzuge verläuft. Eine dichtere Lagerung der Zellen in der nächsten Umgebung der Anlage lässt eine Einwirkung als sicher annehmen.

Die Lagerung der Epithelzellen in der Gangwand ist noch ziemlich primitiv, lässt aber ganz deutlich erkennen, dass ein Prinzip sich bemerkbar macht, nach dem sie einmal angeordnet werden sollen, und es ist dies ganz besonders deswegen wichtig, weil für die Krypte ein solches typisches Prinzip nicht gefunden werden konnte. Damit ist auch zugleich gezeigt, dass die Einmündungsstelle auf seiten des Ausführungsganges besser organisiert und somit systematisch höher zu bewerten ist, als die benachbarten Teile der Krypte.

S t a d i u m VII. (H a h n.) Die Umwachsung der Zunge macht nun schnell Fortschritte, was daran zu erkennen ist, dass sie sich immer mehr vom Mundboden abhebt und in dem Teile, wo man die Ausmündung der Submaxillaris findet, nur noch mit einer relativ schmalen Brücke mit den darunterliegenden Organen in Zusammenhang steht. Schon im vorhergehen-

den Stadium konnte gezeigt werden, dass der Umwachsungsrand sich mehr nach medial wendet, ja er beeinflusste damals sogar die Einmündungsstelle; dies hat sich nun geändert, und der Umwachsungsrand zieht als Epithelduplikatur jetzt annähernd parallel zur Mündung dahin, die Anlage einer neuen Drüse vortäuschend (cf. Fig. 17). Damit hat nun das definitive Endstadium begonnen, denn, indem die Umwachsungsränder beider Seiten miteinander sich vereinigen, erhalten wir eine freie Zungenspitze, unter der dann die Ausmündungsstelle der Drüsen gefunden wird.

Man muss demnach drei Zustände unterscheiden: 1. Die Drüse mündet von unten in die Krypte, 2. die Drüse mündet

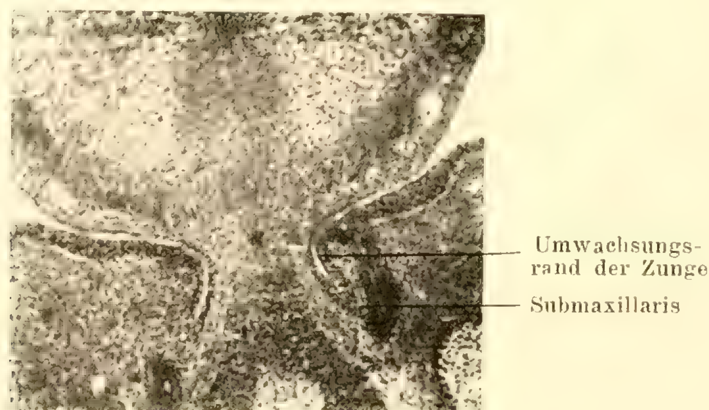



Fig. 17.

seitlich in die Krypte, 3. die Drüse mündet in die Mundhöhle unabhängig von der Krypte, sei es, dass diese medial liege, sei es, dass sie gar nicht mehr vorhanden ist.

In diesem Stadium ist die Zellmasse, die die Mündung umschliesst, ganz deutlich abgegrenzt; die Zellen sind glasig, ziemlich dicht gelagert und machen im allgemeinen noch einen primitiven Eindruck. Die jetzt wieder deutlich vorhandene Basalmembran lässt die Vermutung aufkommen, dass sie auch in den Zwischenstadien immer vorhanden war, und — nur vielleicht aus Gründen der Färbetechnik — nicht gesehen

wurde. Es wäre sehr unwahrscheinlich, wenn ein so prinzipiell bedeutendes Gebilde, wie es eine Basalmembran ist, anfänglich vorhanden wäre, dann verschwindet und schliesslich wieder auftaucht.

Die Abgrenzung gegen das Bindegewebe der Umgebung ist leicht, und zwar aus den nämlichen Gründen, die schon zuvor genannt sind. Die Mündung ist sehr eng, und da zudem die Zellen, die die Oberfläche dieser bilden, ziemlich unregelmässig liegen, so kann man einen deutlichen Hohlraum nicht abgrenzen. Zwar bekommt man das Bild einer der Länge nach gespaltenen Röhre, doch sind die Grenzen des Hohlraumes äusserst unsichere. Die Wand hat an Umfang zugenommen, und zwar, wie es scheint, die laterale mehr wie die mediale, so dass jetzt eine Differenz in bezug auf die Stärke der Wand an verschiedenen Stellen besteht.

Die an die mediale Wand angrenzende Bindegewebsschicht ist dünn, es folgt dann gleich der Umwachsungsrand der Zunge. Obzwar die Zellen der lateralen Wand des Umwachsungsrandes denen der Drüsenanlage ziemlich ähnlich sind, die der medialen aber — vielleicht mit Ausnahme der alleruntersten Teile sind die charakteristischen Zellen des Deckepithels der Zunge, so dass eine Verwechselung mit einer Drüsenanlage bei Berücksichtigung der feineren Zellverhältnisse ausgeschlossen ist. Dazu kommt dann noch, dass die oberste Schicht der gesamten Bildung ein ganz flaches Epithel hat, dessen Achsen parallel zur Oberfläche dahinziehen. Damit ist trotz der äusseren Form sofort dargetan, dass es sich hier um einen Teil des Mundhöhlenbodens und nicht um eine Drüse handeln kann. Daran ändert auch die Basalmembran nichts, die ja nicht ein spezifisch drüsiges Gebilde ist, sondern nur eine Trennungsschicht darstellt zwischen Epithel und Bindegewebe.

S t a d i u m VIII. (K a r l a.) Inzwischen ist die Umwachsung der Zungenspitze wenigstens in bezug auf die Drüsen-

mündung vollendet worden, und es findet sich jetzt jene an der Stelle, die sie für immer behält, unter der Zunge, dicht neben der Mittellinie. Der Ausführungsgang läuft in seinem vordersten Teile unter dem Epithel im Bindegewebe eingebettet dahin, nähert sich dann dem Epithel des Mundbodens, um schliesslich mit diesem zu verschmelzen. Kurz vor seiner Mündung findet man den Kanal demnach im Querschnitt, an der Mündungsstelle selbst jedoch im Längsschnitt. Im Querschnittbild kann man dann ganz deutlich erkennen, dass das Lumen auch jetzt noch kein einheitliches Gebilde ist, denn die Begrenzungslinie ist uneben, bedingt durch das unregelmässige Vorspringen einzelner Zellen der Wand. Diese selbst erscheinen meist länglich, seltener rund, resp. kugelig, inwieweit hier mechanische Ursachen mitspielen und die Gestalt beeinflussen, kann nur schwer gesagt werden, dass solche Einflüsse aber vorhanden sind, erscheint ausser allem Zweifel. Die äusserste Zellschicht, die die Begrenzung nach dem Bindegewebe zu bildet, muss hier noch besonders beschrieben werden, denn schon im vorhergehenden Stadium konnte man diese Zellen gegenüber den anderen unterscheiden, jetzt aber wird dies noch deutlicher. Diese Zellen sind erheblich grösser, als all die anderen, und der periphere Teil ist ganz blass gefärbt, ja nimmt an einigen Stellen überhaupt keine Farbe an. Es macht mitunter den Eindruck, als ob es sich um eine grosse Vacuolenbildung handele, auch die Zellen des Mundbodenepithels lassen stellenweise an der dem Bindegewebe zugekehrten Seite ein nämliches erkennen, nur ist es hier vielleicht noch deutlicher. Gerade aus der Betrachtung dieser Stellen scheint aber mit Sicherheit hervorzugehen, dass es sich nicht um Vacuolen, sondern nur um Plasma des Zelleibes handelt, das die Farbe nur auffallend schwach aufgenommen hat. Diese Zellen zeigen eine ganz deutliche Begrenzungslinie gegenüber dem Bindegewebe, die alle diejenigen Bie-

gungen usw. mitmacht, welche den Zellgrenzen entsprechen, die sich also zum Teil aus Bögen zusammensetzt, die nach dem Mittelpunkte der Anlage gekrümmt sind. Da nun offenbar diese Linie die Basalmembran früherer Stadien ist, so könnte vielleicht dies zur Erkennung der Abstammung jener beitragen in dem Sinne, dass wir es hier mit einer verdichteten Zone des Zelleibes zu tun haben.

Stadium IX. (Otto.) Während des weiteren Wachstums bildet sich nun unter der Zunge eine Leiste aus, die im Wesentlichen aus viel Epithel und wenig Bindegewebe besteht,

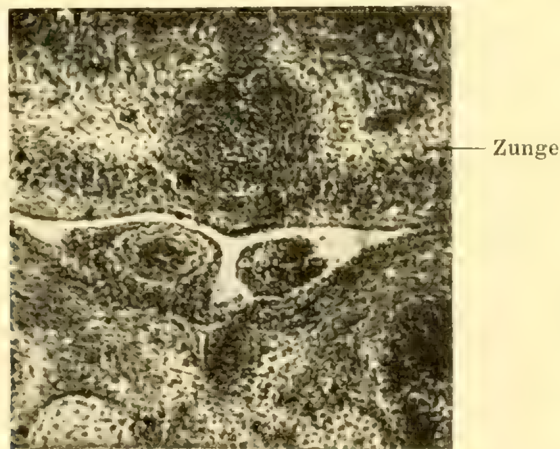



Fig. 18.

und in das eingebettet das Ende des Ausführungsganges dahinzieht. Da nun diese Falte zum Teil nur ganz lose den Epithelien des Mundbodens aufliegt, so bekommt man ganz eigenartige Bilder. Man sieht den Drüsengang umkleidet von zwei konzentrischen Kreisen, einem inneren aus Bindegewebe und einem äusseren aus Epithel, dann erst kommt auf der Unterseite der ganzen Bildung das eigentliche Mundbodenepithel (cf. Fig. 18). Eine ordentliche Mündung der Drüse ist nicht zu finden, das Lumen des Ganges läuft spitz zu und findet sein Ende, bevor die Mundhöhle selbst erreicht ist. An einer Stelle sieht man mit Mühe zwischen den Zellen vielleicht einen

kleinen Spalt, der kaum die Breite eines $^1/_4$ Zellkernes haben dürfte und ganz unregelmässig dahinzieht. Dies scheint mir der Rest der primitiven Mündung zu sein, ein ganz eigenartiges Verhalten, wenn man bedenkt, dass die Drüse inzwischen bedeutend an Umfang zugenommen hat (cf. Fig. 18). Das Verhalten hat sich schon im früheren Stadium vorbereitet und ist nun erst ganz deutlich geworden. Es ist eine sonderbare Erscheinung, dass das zuerst vorhandene Lumen an dieser Stelle kleiner wird, und so eine von Anfang an vorhandene Mündung verloren geht. Es ist nicht unmöglich, dass dies im ursächlichen Zusammenhang mit der Ausbildung der Ampulle steht.

Die Abgrenzung der Epithelzellen gegen die umliegenden Bindegewebszellen macht gar keine Schwierigkeiten, denn, abgesehen von der auch jetzt wieder deutlichen Basalmembran, ist auch die Gestalt der Zellen so verschieden, dass eine Täuschung kaum vorkommen kann. Die Zellen des Ganges sind cylindrisch, zum wenigsten die äusseren, die inneren hingegen mehr flach oder auch kugelig, die Bindegewebszellen sind länglich und spindelig und in konzentrischen Reihen um die Epithelgänge geordnet. Die Wand des Ganges besteht an dieser Stelle aus 2 bis 3 Reihen von Zellen, die Stärke des Bindegewebsmantels misst 2 bis 4 Zellagen, dann kommt noch einmal eine Epithelumhüllung, die nach der Zungenseite hin zwei Zellreihen stark ist, an den Seitenteilen aber aus mehreren Reihen besteht, und unten in das Epithel des Mundbodens übergeht. Diese Übergangszone ist ziemlich unscharf und man kann eine Grenze nicht aus der Gestalt der Zellen, allenfalls noch aus ihrer Anordnung ziehen. Auf diese Grenze kommt es auch gar nicht an, denn als Deckepithelien, die diese doch auf jeden Fall sind, haben sie mit dem eigentlichen Ausführungsgange nichts zu tun. Der Unterschied zwischen den beiden Arten der Epithelien ist ganz deutlich, und es erübrigt sich, darauf näher einzugehen.

Stadium X. (Wilhelm.) Das folgende Stadium bietet nichts Beachtenswertes und kann deshalb in der Beschreibung übergangen werden.

Stadium XI. (F. W.) Nach einem Prozess, der dem bei der Umwachsung der Zunge offenbar in vielen Punkten ähnlich sein dürfte, hat sich nun auch der vordere Teil der Unterzungenfalte vom Mundboden abgelöst und wird in Frontalschnitten des Kopfes als selbständiges Gebilde zwischen Mundboden und Zunge gefunden. In bezug auf die Mündung der Submaxillaris gilt noch immer das zuvor Gesagte, an einer Stelle kann man diese finden; sie erscheint als ein ganz feiner nach unten zu auslaufender Spalt. Wenn man nun hier die Befunde mit den in den Anfangsstadien vergleicht, dann ergibt sich ein ganz bedeutender Unterschied, denn während zu Anfang die Drüse seitlich der Zunge ausmündete, und die Mündung nach oben gerichtet war, finden wir jetzt die nämliche Stelle unter der Zunge, von dieser ganz unabhängig, in einer eigens dafür erschaffenen Falte, und zudem nicht nach oben, sondern nach unten gerichtet. In diesem Stadium ist die Einmündungsstelle so dünn, dass man sie infolge der Überlagerung der Zellen aus einer tieferen Schicht nur ganz schlecht sehen kann, und es ist die Stelle der Kommunikation mit der Mundhöhle immer nur daran zu erkennen, dass hier der äussere Epithelkranz eine Unterbrechung zeigt. Sehr bedeutende Veränderungen sind an dieser Stelle sonst nicht eingetreten. Die Zellen, die den äusseren Ring der Epithelien um die Falte bilden, sind durch den weiteren Differenzierungsprozess ganz flach geworden und kommen auf diese Weise ihrer Bestimmung, Deckepithelien zu bilden, einen ganz bedeutenden Schritt näher. Am Aufbau der Wand ist gegenüber früheren Stadien kein Fortschritt zu verzeichnen, die einzelnen Zellelemente sind vielleicht ein wenig enger gelagert als zuvor, doch ist dies, meine ich, kein irgendwie nennenswerter Fortgang, die Wand-

stärke ist unverändert geblieben und besteht etwa aus drei Lagen von Zellen, die Basalmembran ist minder gut zu erkennen wie zuvor, doch kann das auch rein färbetechnische Gründe haben.

Stadium XII. (Gustel.) Die Mündungsstelle ist, wenn das überhaupt noch möglich, vielleicht noch enger geworden, und da auch keine Unterbrechung im äusseren Epithelkranz gesehen wird, so kann man die Stelle der Mündung nur ganz ungenau angeben. An dieser Stelle sind die Epithelien des äusseren Ringes und die des inneren Ringes einander sehr ähnlich, auffallend ist die sehr enge Lagerung und die kurze gedrungene Form der Zellen. Die Zellgrenzen sind stellenweise schwer zu finden, da die einzelnen Zellen sich gegenseitig überlagern. Die Abgrenzung gegen das umliegende Bindegewebe kann an allen Stellen leicht durchgeführt werden, denn die Zellen unterscheiden sich durch ihre Gestalt, die Lage der Achse, die Färbbarkeit und durch die Dichte, d. h. die Anzahl von Zellen, die innerhalb einer gleich grossen Fläche gefunden wird. Ob zur jetzigen Zeit auf der Innenseite des Ganges der äusserste Teil der Zellen zu einer einheitlichen epizellulären Membran zusammengeschmolzen ist, bleibt dahingestellt; es finden sich Stellen, die man in diesem Sinne deuten kann, es finden sich aber auch Stellen, die etwas Derartiges nicht erkennen lassen, und man kann zweifelhaft sein, ob nicht jene Membran dann nur ein Kunstprodukt ist, hervorgerufen durch die verschieden wirkende eiweissfällende Kraft des Fixierungsmittels, denn wenn auch daraus vielleicht hergeleitet werden kann, dass die oberste Schicht eine chemisch andere Zusammensetzung haben dürfte, so ist damit noch nicht gesagt, dass dies nun auch eine alle Zellen bedeckende Membran sein muss. Dringt man nun wenige Zellagen tiefer in den Gang ein, dann zeigen die einzelnen Zellindividuen eine regelmässige Gestalt, indem sie eine bald mehr, bald weniger

deutliche Keilform haben, daraus erhellt, dass die Zellen das Bestreben haben, möglichst weit von innen nach aussen zu reichen und, soweit angängig, den grössten Teil der Wand zu durchsetzen. Das gilt in höherem Masse für die Zellen der äusseren Lage. Jetzt findet sich auch ein Lumen, kaum so breit wie eine halbe Zelle und von wechselnder Gestalt, bald schlitzförmig, bald dreieckig, bald auch mehr rund.

Stadium XIII. (Rollo.) Die eben geschilderten Verhältnisse scheinen für eine längere Dauer bestimmt, denn in den zunächst folgenden Stadien finden sich immer nur ganz unwesentliche Veränderungen, die zwar die Mündungsstelle als Ganzes, jedoch von den Epithelien immer mehr die äussere Ringschicht und in viel geringerem Masse erst die Epithelien des Ganges selbst befallen. Das scheint mir darauf hinzudeuten, dass ein gewisser Stillstand eingetreten ist, und hängt vielleicht damit zusammen, dass die Unterzungenfalte genügend ausgebildet ist, so dass ein Stillstand im Wachstum als Beweis dafür angesehen werden kann, dass ein gewisser Grad der Vollendung erreicht ist. Der die Falte bedeckende Epithelmantel hat ganz bedeutend an Umfang und Mächtigkeit zugenommen, ein Zeichen dafür, dass der Grund in dem konstanten Befunde an den Epithelien des Ganges selbst, nicht in einer allgemeinen Wachstumsunterbrechung der Epithelien zu suchen ist, sondern einfach eine lokale Ursache haben dürfte. Das Lumen ist wenige Schnitte hinter der Einmündung jetzt deutlicher zu finden und stellt einen ganz schmalen aber leidlich gut begrenzten Spalt dar, der annähernd quer verläuft, dabei aber ein wenig gekrümmt ist, und so einen schmalen Bogen bildet. Hier sind auch die Zellen wieder mehr charakteristisch, und Epithelgang, Bindegewebe und Epithelmantel machen mehr den Eindruck eines geordneten Gebildes.

Stadium XIV und XV. (August und Hild.) Auch in den folgenden Stadien wird die Mündung des Ganges auf

der Unterfläche oder wenigstens auf der Seite der Unterzungenfalte gefunden, kleine Abweichungen, die man von Fall zu Fall beobachten kann, sind wohl der Vorläufer der Variationen, die beim erwachsenen Tier an dieser Stelle beobachtet werden. Im jetzigen Zustande ist die Begrenzung der Epithelien nicht mehr ganz so scharf wie früher, wenngleich man über die Zugehörigkeit der einzelnen Zelle zum Epithel resp. zum Bindegewebe keineswegs zweifelhaft sein kann. An der Stelle, wo das Epithel des Ganges sich in die Deckepithelien der Falte fortsetzt, findet man keine ganz scharfe Grenze, wie man eigentlich in Analogie mit anderen Stadien annehmen sollte. Der Übergang ist vielmehr ein ganz allmählicher, und da die Gangepithelien ja schon zuvor aufgehört hatten, eine für diese Stelle spezifische Form zu zeigen, so bedarf es nur einer sehr geringen Änderung der Zellform und der Zellage, um mit einem Male das Bild der Deckepithelien zu zeigen. Die oberflächliche platte Reihe dringt ein Stück weit in die seitliche Mündung ein. Man kann unmöglich entscheiden, ob das nun in der Tat eingewanderte Deckepithelien des äusseren Mantels, oder ob es umgewandelte und plattgewordene Zellen des Ganges selbst sind, letzteres erscheint mir das Wahrscheinlichere.

Stadium XVI. (H.) Die Mündungsstelle ist jetzt nur noch punktförmig und kann auf der einen Seite des Embryo überhaupt nicht gefunden werden. Dadurch findet eine gewisse Abgrenzung der Deckepithelien der Mundhöhle gegen die des Ganges statt. Das ist aber nur von sehr untergeordneter Bedeutung, denn da die Drüse ihr Sekret doch einmal in die Mundhöhle ergiessen muss, so kann die „Schliessung“ nur eine transitorische Bildung sein, der man eine innere Bedeutung kaum beimessen kann. Dieser Zustand erstreckt sich eine kleine Strecke weit in den Kanal hinein, so dass es auf 2—3 Schnitten den Eindruck hervorruft, als sei aus dem Kanal eine solide Epithelsäule geworden. An einem Schnitt erlaubt

die epizelluläre etwas dichtere Schicht die Bestimmung des Lumens, wenigstens seiner Lage nach, wenn auch ein Hohlraum nicht gefunden werden kann. Da, wo wieder zuerst eine Spaltbildung gefunden wird, ist sie annähernd horizontal gerichtet und nimmt kaum die halbe Breite eines Zellkernes für sich in Anspruch. Die einzelnen Zellen, die die Wand an dieser Stelle bilden, bieten kaum etwas Besonderes, die äussere Zellreihe ist mehr rund, die Zellen mehr primitiv, die Zellen der inneren Lage sind fast alle mehr oder weniger dreieckig, wie sich das aus mechanischen Verhältnissen ganz von selbst erklärt, die Kerne sind rund bis oval, selten länglich.

Jenseits der Stelle, wo die Unterzungenfalte sich mit dem Mundboden fest vereinigt, findet sich eine Änderung in bezug auf die Stellung und Verlaufsrichtung des Lumens, indem das aus der horizontalen Ebene in die vertikale übergeht. An dieser Stelle sind die Zellen der äusseren und inneren Zone mehr übereinstimmend gebaut, alle sind länglich, und das vielmehr wie zuvor, sie liegen eng aneinander gepresst und in den Spalt zwischen die Enden zweier beobachteter Zellen schiebt sich eine neue ein, dadurch bekommt das Ganze ein gleichmässigeres und festeres Gefüge. Langsam nimmt nun der Spalt zu, in dem Masse, wie sich der Gang von der Stelle aus, wo der äussere Epithelkranz der Falte unterbrochen wird, nach unten einsenkt, und man bekommt ihn im Schrägschnitt und dann im Längsschnitt zu sehen; damit tritt er dann auch bald in das Gebiet der Ampulle ein.

S t a d i u m XVII. (T. V.) Es bleibt nun noch das letzte Stadium dieser Reihe zu betrachten, die neugeborene Maus. Hier sehen wir nun wieder eine Mündung, wenn dieselbe auch nur sehr schwer zu finden ist, und, auf der Unterseite der Unterzungenfalte gelegen, nur gerade als punktförmiger Spalt zwischen den Zellen gesehen werden kann. Die beiden Reihen von Zellen, die sich an der Bildung der Mündung beteiligen,

sind annähernd gleichmässig gebaut, die einzelnen Elemente haben eine fast kubische Gestalt, auf keinen Fall findet sich eine so bedeutende Differenz in der Gestalt der äusseren und der inneren Zellreihe, wie das zuvor von einer, ein wenig mehr terminal gelegenen Stelle beschrieben werden konnte. — Warum sich nun plötzlich wieder ein Spalt findet, nachdem er einmal verschwunden war, und warum das gerade im vorliegenden Stadium erkannt werden kann, das ist nur schwer zu sagen, es ist nicht von der Hand zu weisen, dass es möglicherweise mit dem ersten Erguss des Sekrets in die Mundhöhle zusammenhängt, indem man in diesem Falle vielleicht annehmen darf, dass das erste Sekret beim Andrängen an die nur schwach verklebte Mündung den Verschluss sprengt, andererseits ist es natürlich noch fraglich, ob so kurze Zeit nach der Geburt (die Maus wurde ca. 10 Minuten post partum getötet) bereits eine nennenswerte Sekretion in die freie Mundhöhle stattfindet. An der Mündungsstelle findet sich im Lumen eine nicht genauer definierbare Masse, die man möglicherweise als Reste eines Sekrets auffassen kann.

Was nun die Abgrenzung der Zellen des Ganges gegen die der Mundhöhle betrifft, so ist das einigermassen genau durchzuführen, denn letztere sind flacher und der Kern auch anders gestellt, an der unteren Mündungslippe freilich, wo die äusseren Epithelien ein Stückchen weit eindringen, kann man bei einigen Zellen zweifelhaft sein, zu welcher Art sie zu rechnen sind, aber auch das spielt keine bedeutende Rolle, weil es auf die Formation der in Frage stehenden Gegend ohne Einfluss ist. Eine epizelluläre Membran ist stellenweise ganz deutlich zu erkennen. Das Lumen nimmt schnell an Umfang zu und erreicht noch, solange es in der Falte liegt, einen recht bedeutenden Durchmesser; gleichzeitig wird die innere Zellage ein wenig platt, was man wohl auf mechanische Ursachen zurückführen kann. Die auch hier im Kanal sich

findende fädige krümelige Masse deutet an, dass ein Sekret vorhanden sein muss. Dafür spricht auch die quere Lage des Lumens, denn auf diese Weise ist, da die Gestalt der Falte dieselbe ist, der Raum am besten ausgenutzt.

Ausführungsgang. Der an die Mündung sich anschliessende Teil der Drüse ist der Ausführungsgang, der in vieler Beziehung ganz andere Verhältnisse zeigt wie die Stelle der Mündung, weshalb sich eine gesonderte Besprechung rechtfertigen lässt.

Stadium II. (Albert.) Sobald eine Gliederung der Anlage einsetzt, beginnt auch eine Differenzierung der Zellen, die je nach der Stelle, die man untersucht, verschieden ist, so dass also die einzelnen Zellen des späteren Ausführungsganges ein anderes Bild zeigen, wie die, aus denen dereinst einmal Endknospen werden sollen. Es wäre ja sehr interessant, wenn man die einzelnen Zellformen, die die Drüse des erwachsenen Tieres zeigt, zurückverfolgen könnte bis zum Beginn der ersten Differenzierung. Dies ist nun leider nicht der Fall, denn die Verschiedenheiten, die man an den Zellen wahrnehmen kann, sind weniger die Vorläufer einer später abweichenden Form, sie sind vielmehr nur durch die momentanen Wachstumsverhältnisse bedingt, die zum Teil durch mechanische Einflüsse verursacht werden. Die Zellen des Halsteiles, also der Stelle, aus der einmal der Ausführungsgang werden soll, sind alle rund, ziemlich gleichmässig gebaut, alle von derselben Grösse, mit einem grossen bläschenförmigen Kern. Kernteilungsfiguren findet man reichlich, wenn auch nicht so viel, wie man in Anbetracht der ganz enormen Wachstumsgeschwindigkeit annehmen sollte.

Es kommt dem Halsteil ohne Frage die Aufgabe zu, nach der Stelle hinzuwachsen, wo die Drüse dereinst eine bleibende Stätte haben soll, freilich darf man auch nicht vergessen, dass die Endknospen zum Teil die nämliche Aufgabe zu er-

füllen haben, und es wäre falsch, anzunehmen, dass sie nur rein mechanisch dorthin gebracht würden.

Nach dem Rande zu, also an der Stelle, wo die Anlage an das Bindegewebe der Umgebung stösst, liegen die Zellen vielleicht ein wenig dichter und auch besser geordnet, doch darf man darin meiner Meinung nach noch kein Prinzip sehen wollen, nach dem einmal diese Wandzellen aufgereiht werden könnten. Nach der Mitte zu nimmt das ganze Gebilde an Festigkeit ab und man kann vielleicht aus der etwas mehr lockeren Lage der Zellen an dieser Stelle einen Schluss ziehen auf die hier dereinst sich entwickelnde Lumenbildung. Ähnliches konnte auch seinerzeit beim Schwein gefunden werden:

„Zwar[1]) deutet die Anordnung der Zellen schon ein wenig auf die sich vorbereitende Spaltbildung hin, denn die Zellen liegen in den Randpartien dichter als in dem zentralen Teile, und auch ihre Gestalt verrät, dass das ganze Gefüge nach innen zu an Festigkeit einbüsst, wenn anders man diese Schlüsse aus der mehr runden Gestalt resp. der etwas gestreckten Form der einzelnen Zellen machen darf. Dieses Verhalten findet man am deutlichsten an dem Teile der Anlage, der eben unter der Oberfläche liegt, und es wird undeutlicher, je mehr man sich dem terminalen Teile nähert, so dass man hier fast ausschliesslich auf runde Zellen trifft." Man muss bei der Beurteilung dieses Befundes mit ganz besonderer Vorsicht zu Werke gehen, denn die Anlage ist so beschaffen, dass in einem früheren Stadium einmal schon ähnliche Verhältnisse gefunden wurden (Mündung), die aber in späteren Zeiten ganz verschwinden, denn wenn man nun bedenkt, dass der Gang an der Stelle, wo er mit der Mundhöhle zusammenhängt, ursprünglich eine deutliche Mündung mit einem Hohlraum besass, und wenn wir fernerhin wissen, dass diese Stelle dann im weiteren

[1]) cf. Nr. 42. S. 7. Z. 8 v. u.

Wachstum sich so verändert, dass die Mündung immer kleiner wird und schliesslich ganz verschwindet, dann wird man auch in der Deutung des Befundes an dieser Stelle besonders vorsichtig sein. Es ist demnach sehr wohl möglich, dass wir es hier mit einem der Lumenbildung ähnlichen Prozess zu tun

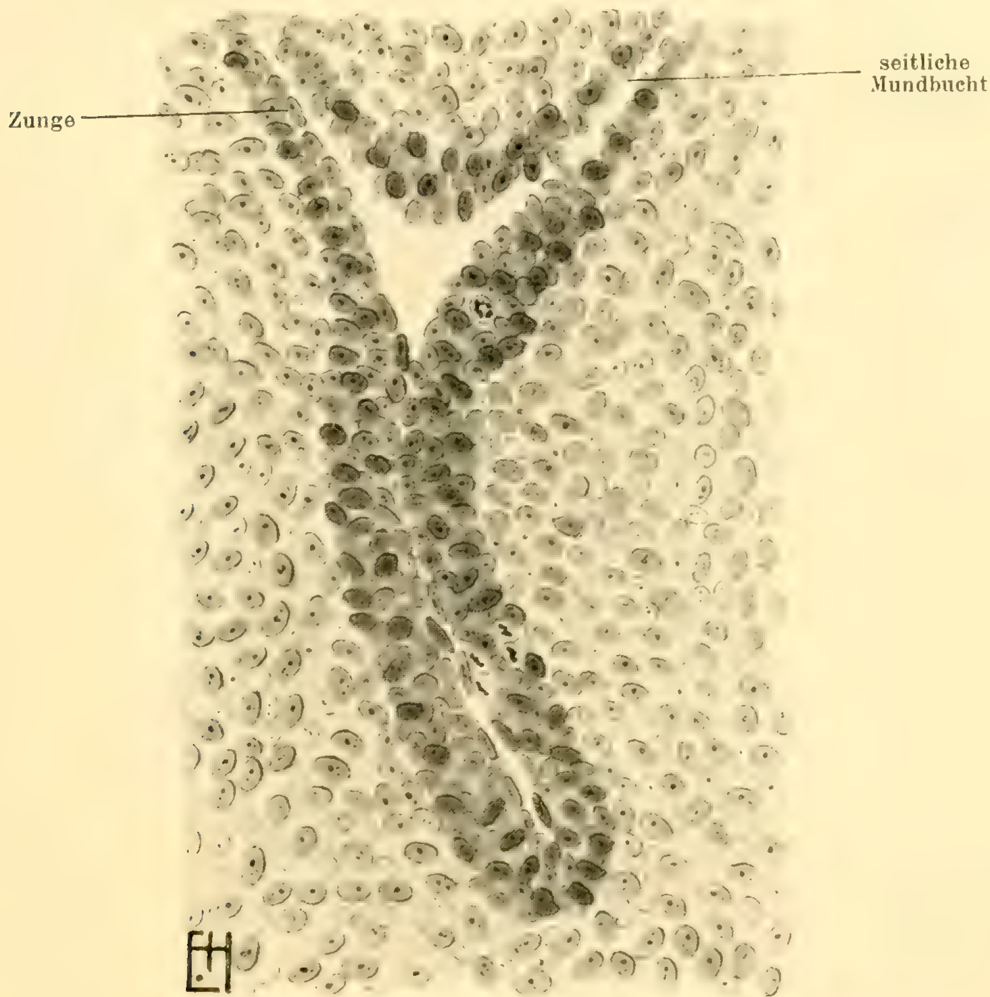



Fig. 19.

haben, der aber mit diesem selbst nicht verwechselt werden darf. Weiter distal findet man an der Stelle, wo der Halsteil in den Endkolben übergeht, einen deutlichen Spalt, der allerdings kaum die Breite einer halben Zelle erreicht, aber deswegen ganz besonders erwähnt werden muss, weil an seiner Begrenzung Zellen teilnehmen, die ganz platt erscheinen. Es

macht dies den Eindruck, als ob die Zellen auseinander getrieben worden sind, als ob eine von ihnen selbst sezernierte Flüssigkeit sie verdrängt habe. An einem Schnitte (cf. Fig. 19) kann man deutlich einen ganz feinen Raum erkennen, dessen Begrenzung durch die nach dem Lumen vorspringenden Zellen vielfach gewunden ist, und der ziemlich bis zur Mündungsstelle verfolgt werden kann. Auch hier sind die begrenzenden Zellen ein wenig platt. Dem steht gegenüber, dass man nicht so ohne weiteres annehmen darf, dass die Drüse schon in einem so frühen Stadium ein Sekret liefert, denn der ganze Embryo hat jetzt eine Gesamtlänge von 20 mm.

Hier grenzen wir nun schon an eine Zone, wo mechanische Einflüsse eine bedeutende Rolle zu spielen beginnen, denn die ein ganz wenig weiter distal gelegenen Zellen sind alle cylindrisch, ein Ausdruck des Raummangels an dieser Stelle. Es besteht freilich auch die Möglichkeit, dass die Zellen des Hauptganges ebenfalls cylindrisch seien, und dass nur die zufällige Schnittebene sie rund erscheinen lasse. Der Befund und auch die topographische Lage der ganzen Anlage, die ja so orientiert ist, dass die Zellen in allen möglichen Ebenen getroffen werden, lässt diesen Einwand hinfällig erscheinen.

S t a d i u m III. (H e r b e r t.) Das nächste Stadium bringt uns nur wenig Neues, das Auffallendste ist, dass die Zellen, die die Wand des Ganges bilden, sich immer mehr zu ordnen beginnen und gleichmässig eine neben der anderen liegen. Daher zeigen sie in bezug auf ihre Form auch keinerlei Veränderung, denn sie sind noch alle gleichmässig rund und von ziemlich derselben Grössenordnung. Nur an den Stellen, wo der Gang eine scharfe Biegung macht, beeinflussen sie sich gegenseitig und hier erscheinen sie mehr länglich, mit anderen Worten cylindrisch.

Die Abgrenzung gegen die umliegenden Zellen des Bindegewebes ist im allgemeinen ziemlich einfach und kann in der

Regel aus der typischen Anordnung der Zellen, einesteils der Epithelzellen, anderenteils der mehr lockeren des Bindegewebes, leicht durchgeführt werden, auch die Gestalt der Zellen und ihre Färbbarkeit kann in dieser Beziehung verwandt werden. Schliesslich ist auch noch eine Art Basalmembran vorhanden, die gegebenenfalls die Erkennung, ob eine Zelle zum Epithel oder zum Bindegewebe zu rechnen ist, erleichtert. — Diese Basalmembran ist freilich nicht an allen Stellen gleich deutlich und kann am besten da gesehen werden, wo der Hauptgang in die Endknospen übergeht; sie nimmt an Deutlichkeit ab in dem Masse, wie man mit der Untersuchung nach der freien Mundhöhle zu fortschreitet. Ein Hohlraum in der Art eines Lumens findet sich in vielen Schnitten und hat im Vergleich mit dem vorhergehenden Stadium absolut an Umfang zugenommen, an manchen Stellen erscheint er breiter als zuvor und man kann ihn bis zur freien Mundhöhle hin verfolgen. Es ist nun ziemlich schwer zu sagen, wo dieses Lumen sein Ende findet, denn da die Drüse zu dieser Zeit in eine Krypte seitlich der Zunge einmündet, deren beide Begrenzungsblätter ziemlich dicht beieinander liegen, so macht die Bestimmung der Mündungsstellen einige Schwierigkeiten, denn der Übergang von dem Epithel der Drüse zu dem der Krypte ist kein ganz scharf begrenzter. Es macht den Eindruck, als wenn diese Hohlraumbildung in bezug auf die Grösse des gesamten Organes — also relativ — nicht an Umfang zugenommen habe.

Es ist interessant, dass auch das Schwein Ähnliches zeigte, also wiederum ein Glied in der Kette, dass die Bildung entsprechender Drüsen bei verschiedenen Tieren gleich verläuft.

„Interessant[1]) ist, dass an dem unter der Mundschleimhaut dahinziehenden Teile des Epithelstranges auf einigen

[1]) cf. Nr. 42. S. 49. Z. 4 v. o.

Schnitten (aber nicht auf allen) ein so starkes Auseinanderweichen der Epithelzellen zu sehen ist, dass man hier beinahe von einem Lumen sprechen könnte, doch ist dieser Vorgang wohl noch kein definitiver und daher ist die Begrenzung des sich darstellenden Hohlraumes noch eine so unregelmässige, dass man diesen Spalt wohl nicht als ein einheitliches Lumen ansehen kann. Diese einfachen Verhältnisse bleiben aber nicht allzu lange bestehen, denn schon bald sieht man, wie die eigentliche Lumenblidung von einer anderen Stelle aus einen Teil nach dem anderen ergreift. Freilich wäre noch die eine Möglichkeit vorhanden und ist in der Tat auch nicht ganz von der Hand zu weisen, dass nämlich die Lumenbildung von mehreren einander ungleichwertigen Stellen ihren Ausgang nimmt."

Die den Raum begrenzenden Zellen sind platt, wie das ja auch das vorhergehende Stadium gezeigt hat, wenngleich es vielfach nicht in dem typischen Masse gefunden wird. Eine sehr bedeutende Abplattung der Zellen, etwa in dem Sinne, dass diese an den Punkten, wo der Kern liegt, ausgebuchtet sind, habe ich nirgends gefunden, es scheint demnach die Abplattung keine sehr weitgehende zu sein. Die Längsachse des Kernes ist freilich der Hohlraumwand parallel geordnet und das Zellplasma überragt den Kern mitunter nur um ein unbedeutendes.

Stadium IV. (Max.) Da auch im folgenden Stadium die Drüse noch immer in die Krypte seitlich der Zunge, und zwar ganz ähnlich wie früher, einmündet, so kann die Grenze zwischen den Zellen des Ganges und denen der Krypte nicht genau gezogen werden, zwar geben die platten Zellen der Mundhöhlenoberfläche hier einen einigermassen guten Anhalt, denn der Hauptgang zeigt diese Zellen nicht, doch kann man, darauf fussend, noch immer keine genaue Grenze durchführen.

Wenn man in diesem Stadium die Zellen des Ganges mit

denen der Zungenseitenfläche und der seitlichen Mundbucht vergleicht — denn besonders an erstgenannter Stelle findet man eine ganz weitgehende Differenzierung —, so ist das Auffallendste (bedingt durch die Aufgabe als Deckepithel), dass die Längsachse der äusseren Zellen senkrecht steht auf der der inneren. Bei dem Epithelgang ist das nun ganz anders: man kann — an den einzelnen Stellen nicht immer gleich deutlich — erkennen, dass die dem Bindegewebe zu gelagerten Zellen anders geordnet sind, als die in den mittleren Teilen. Diese Randzellen stehen alle hübsch gleichmässig nebeneinander, sind auch wohl alle von derselben Grössenordnung und der nämlichen cylindrischen Form, die kleinere Seite kehren sie dem Bindegewebe zu, die längere den benachbarten Zellen, sie liegen ziemlich eng beieinander, so dass man die Möglichkeit, dies könne durch Raummangel bedingt sein, sehr wohl in den Bereich der Disputation stellen muss. Nach innen von dieser Schicht zu liegen die Zellen lose, wirr durcheinander, ohne irgend eine sichere Anordnung, die Gestalt ist bei den einzelnen Zellen weniger genau bestimmt, in der Regel sind sie runder als die Randzellen, doch kommen auch Abweichungen davon vor, und man findet langgestreckte Zellen, sowie endlich auch solche, die an einem Ende einigermassen spitz zulaufen, eiförmige Gestalt zeigend, der Kern ist gross und bläschenförmig. Diese Zellen machen einen primitiveren Eindruck als die Randzellen. Von einem bestimmten Lageverhältnis der Achsen der äusseren zu den inneren Zellreihen kann demzufolge keine Rede sein.

Die Begrenzungslinie nach dem Bindegewebe zu ist keine ganz glatte, sondern zeigt Ausbuchtungen, die durch das Vorspringen einzelner Zellen bedingt sind, eine Basalmembran, die dem Gebilde den Eindruck der Abgeschlossenheit verleihen könnte, ist nicht erkennbar.

Eine Stelle der Anlage muss hier noch besonders auf-

geführt werden, wie ich sie in dieser Art sonst nirgends gefunden habe. Dicht unterhalb der Stelle, wo der Epithelbelag der Zunge und der der seitlichen Mundbucht zusammenfliessen, findet man ein fast die halbe Breite der Anlage einnehmendes Konglomerat von eng gelagerten Zellen, die sich um ein in der Mitte gelegenes Zellindividuum zu gruppieren scheinen und ziemlich deutlich gegen die Nachbarschaft ab-

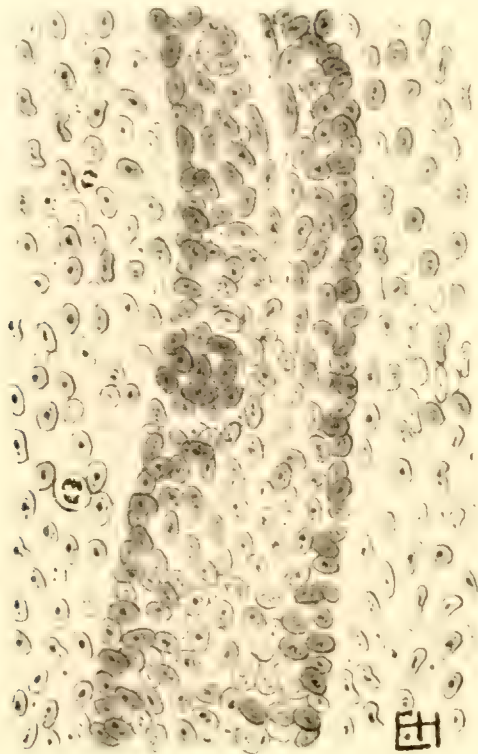


Fig. 20.

gegrenzt werden können, mit der sie in keinem näheren Konnex stehen (cf. Fig. 20). Diese eigentümliche Bildung konnte ich nur durch zwei Schnitte verfolgen, und auch die andere Seite des Embryo zeigte eine derartige Bildung nicht. Was das nun ist, wie es zustande kam und welche Bedeutung dieser Zellanhäufung als Ganzes zukommt, das muss unentschieden bleiben.

Aus der oben gegebenen Beschreibung kann man ohne Frage ganz deutlich ein Prinzip erkennen, nach dem die eine Art

der Zellen angeordnet ist, während für die andere ein solches Prinzip noch nicht gefunden werden kann. Dieses Auftreten eines Prinzipes in der Anordnung der die Wand des Hauptganges bildenden Zellen darf man meiner Meinung nach nicht unterschätzen, denn auch in allen späteren Stadien ist die Wand des Ganges nach diesen hier gegebenen Regeln aufgebaut, und gerade hier sehen wir das Grundprinzip sich entwickeln: aus der mehr wirren zufälligen Lagerung wird durch die Umwandlung der Form und Anordnung ein bestimmtes Prinzip.

Die mittleren Zellen folgen einem so bestimmten Gesetze zunächst noch nicht, vielleicht, weil die Neuordnung noch nicht weit genug durchgeführt ist, vielleicht aber auch, weil die Zellen später d o r t gar keine Rolle mehr spielen, insofern ja an der Stelle, die sie j e t z t einnehmen, dereinst ein Lumen gefunden wird. Das führt uns nun auch auf die Ursache für diese Erscheinung. Die Kräfte, die das alles bewirken, können wir nicht direkt sehen, sondern müssen immer aus den morphologischen Änderungen auf diese schliessen. Dass im vorliegenden Fall die Kräfte an den Epithelien angreifen, ist ausser allem Zweifel, jedoch muss die Frage, ob diese Kräfte nun auch von diesen ausgehen oder vielleicht vom Bindegewebe oder den Nerven oder den Gefässen, zunächst noch offen bleiben. Die Veränderungen im Bindegewebe sind meist durch mechanische Verhältnisse bedingt und auch nicht so tiefgreifend, dass man annehmen könnte, sie bildeten die Ursache für die Veränderungen an jenen. Andererseits ist es auch kein Zufall, dass gerade die dem Bindegewebe zugewandten Epithelien zuerst eine so charakteristische Umwandlung durchgemacht haben. Die gegenseitige Beeinflussung der Organe und Gewebe und ebenso der Einfluss der Nerven auf die Entwickelung dieser ist noch viel zu wenig erforscht, denn mit dem einfachen Konstatieren, dass dies oder jenes

so ist, dass hier eben eine Umwandlung der Epithelien eintritt, ist nur wenig gedient, wir wollen vor allem die Gründe wissen, warum dies oder jenes geschieht, denn diese sind das Allgemeine, jene das Spezielle; das Allgemeine ist aber das Wichtigere. Leider müssen wir auf viele derartige Fragen zurzeit die Antwort noch schuldig bleiben.

Stadium V. (Haenlein.) Durch das Wachstum in die Tiefe kommt nun ein wirklicher, wenn auch kurzer Ausführungsgang zustande, und da die Drüse im ganzen mehr eine Richtung nach unten als nach hinten eingeschlagen hat, so bekommt man den Gang vornehmlich im Längsschnitt zu sehen. Man kann nun ganz deutlich eine Randzone und eine Mittelschicht unterscheiden, und zwar besser, als das im Vorstadium möglich war, woraus sich dann ergibt, dass, nachdem einmal das Prinzip der Anordnung der Zellen gegeben war, nun im weiteren Wachstum dies immer deutlicher wird. Das mag wohl auf zwei Punkten beruhen, einmal in der Umformung und Umlagerung der bereits früher gebildeten Zellen, dann aber auch darauf, dass ein Teil der sich neu bildenden Zellen, wenigstens so weit sie zum Aufbau der Wand Verwendung finden sollen, gleich von vorneherein die für die betreffende Lagerungsstelle charakteristische Form annimmt. Dass die Wandschicht eine selbständige Vermehrung der einzelnen Zellen aufweist, geht aus den Kernteilungsfiguren hervor, die in dieser Schicht gefunden werden. An einigen Stellen teilen sich die Zellen wohl ohne Frage so, dass die beiden Tochterzellen nebeneinander, oder fast genau nebeneinander gelegen sind, auf jeden Fall aber so, dass die neue auch noch mit in die Randzone hineinreicht; in diesem Falle wird sie durch den dort herrschenden Druck und infolge des ihr von den Nachbarn gelassenen Raumes von Anfang an die richtige Form annehmen, wohingegen in den Fällen, in denen die neue Zelle innerhalb der Zirkumferenz der Randzellen gelegen ist, sich zunächst eine runde Form der

neuen Zelle ergeben wird. Dass beide Arten der Zellvermehrung vorkommen, kann aus der Richtung der Äquatorialplatte bei der Karyokinese gefolgert werden, und es macht keinen prinzipiellen Unterschied, dass die zuletzt beschriebene Art einigermassen häufig gefunden wird. Ausser auf die zuerst genannte Weise, wo also die Zelle von allem Anfange ihres Seins an gleich die erforderliche Form zeigt, kann nun auch der Fall eintreten, dass eine Zelle zuerst innerhalb der Randzone, also im Innern der Anlage gebildet wird, und die für diese Stelle charakteristische Form zeigt, dann erst nachträglich in die Randzone einrückt, um so eine Vergrösserung des äusseren Zellkranzes zu bewirken; in diesem Falle müsste natürlich eine Umformung stattfinden. Man kann auch annehmen, dass einer solchen Gestaltänderung keine besonderen Hindernisse im Wege stehen, denn auch noch viel später findet man Änderungen der Zellform, und vielfach sogar noch ausgiebiger.

Diese äusseren Randzellen lassen sich ganz deutlich von den Zellen des umliegenden Bindegewebes trennen, und zwar ausser durch das eventuelle Vorhandensein einer Basalmembran, vor allem durch das andere Verhalten gegenüber den Farbstoffen, denn die Epithelzellen haben einen viel dunkleren Ton angenommen, als die Bindegewebszellen, und zwar nicht nur der Kern, auch das Plasma; dazu kommt nun noch die Richtung der Zellachsen, denn während die Zellen der Randzone eine Verlaufsrichtung dieser zeigen, die senkrecht auf der Achse des Ganges steht, findet sich beim Bindegewebe gerade das umgekehrte Verhalten; da nun dies an der dem Epithel benachbarten Schicht am deutlichsten ist, so macht die Bestimmung, ob eine bestimmte Zelle zum Epithel resp. zum Bindegewebe zu rechnen sei, demnach keine weitere Mühe.

Nach innen von der Randzone sind die Zellen primitiv, wenn sie auch nicht alle rund sind, eine längliche Form ist sogar die vorherrschende und bestimmt das Bild; auch das kann

man wohl durch die Annahme eines, wenn auch geringen Druckes erklären. Die Zellagerung an dieser Stelle ist ziemlich gleichmässig und wenn auch hin und wieder Stellen gefunden werden, wo eine geringere Anzahl einzelner Zellen auf die Flächeneinheit kommt, so darf man darauf keine Ungleichheit der einzelnen Stellen aufbauen, ganz besondere Vorsicht ist aber am Platze, wenn man das im Sinne der Lumenbildung verwenden will.

Einen der oben beschriebenen Stelle (cf. Fig. 20) entsprechenden Befund habe ich in diesem Stadium an keinem Schnitte machen können.

Stadium VI. (Alex.) Bis zum nächsten Stadium ist nun die Drüse mehr nach hinten verlagert worden, und demzufolge hat sich auch ein ordentlicher Ausführungsgang herausgebildet, den man im vorderen Teil, also näher der Mündung, im Querschnitt, in dem Masse, wie er sich aber in die Tiefe einsenkt, im Schrägschnitt, und am Ende im Längsschnitt findet. Wenn man den Querschnitt des Ganges an der Stelle untersucht, wo er eben beginnt, sich mit dem Nervus lingualis zu kreuzen, dann bekommt man folgendes Bild: dem Bindegewebe zugewandt liegt eine an allen Stellen ziemlich gleich geformte Lage von langgestreckten cylindrischen Zellen, die teilweise ziemlich dicht aneinander gepresst sind und sich zum Teil gegenseitig überlagern, so dass man die Grenze der einzelnen Zelle nicht immer genau finden kann. Innerhalb dieser Randschicht, die nur aus einer Reihe besteht, sieht man, ganz in Analogie mit früheren Stadien, mehr primitive, runde bis ovale Zellen, die ohne irgend eine Anordnung beieinander liegen, sie sind weniger dicht gelagert als die Zellen der Randzone, und wenn man gelegentlich längliche oder cylindrische Zellen findet, dann besagt das nichts für die Bewertung dieser, und dürfte sich einfach aus den lokalen mechanischen Verhältnissen erklären. Diese gleichmässige Lagerung der Zellen

erfolgt bis in die Mitte des ganzen Querschnittbildes, eine Auflockerung findet sich nicht, ebensowenig ein Lumen oder ein Umstand, der auf eine Lumenbildung hindeuten würde. Andere Schnitte der Serie, die nur 30 μ von dieser Stelle entfernt sind, zeigen aber einen Hohlraum im Innern, der eine wechselnde Gestalt hat und bald mehr rund, bald mehr länglich erscheint. Dies alles ist nur schwer mit den Bildern früherer Stadien in Einklang zu bringen.

Hier ist ein Unterschied in den beiden Seiten des Embryos zu bemerken, die Gegenseite des eben geschilderten Schnittes zeigt in der Mitte des Zellhaufens ebenfalls einen Spalt, der teilweise wenigstens von mehr flachen Zellen eingefasst wird und demzufolge deutlich umgrenzt werden kann, auch scheint daraus hervorzugehen, dass es sich hier um kein Kunstprodukt und auch nicht um eine zufällige Bildung handeln kann. Dieser Spalt kann nur auf zwei Schnitten gefunden werden und hängt nach vorne zu nicht mit der Mundhöhle zusammen.

Ganz unabhängig davon ist der Umstand, dass der Schnitt, der die Stelle des Ganges zeigt, die sich unmittelbar an die Mündung anschliesst, ebenfalls ein Lumen aufweist, das aber im Gegensatz zum vorher Gesagten mit dem Mundhohlraum in direktem Zusammenhang steht und sich auch dadurch von dem zuerst beschriebenen Fall unterscheidet, dass der Hohlraum genau zentral liegt und überall von etwa 4 Zellreihen begrenzt ist, von denen die äusserste langgestreckt und cylindrisch ist, die inneren rund und primitiver sind, die Kerne sind überall gross und bläschenförmig und nehmen die Farbe gut an. Kernteilungsfiguren sind relativ wenige zu finden. Eine Basalmembran ist nicht an allen Stellen deutlich, aber auch so kann man die Abgrenzung gegen das umliegende Bindegewebe ganz gut durchführen, schon allein deswegen, weil die Achsen der Bindegewebszellen anders verlaufen, wie die der äusseren Epithelzellen. In bezug auf diesen zweiten

Hohlraum ist wiederum ein Unterschied zwischen den beiden Seiten des Embryo zu finden, insofern die eine Anlage ihn deutlicher zeigt als die andere, wenn auch dem Prinzip nach ebenso gebaut. Dies scheint mir nichts Besonderes zu sein, denn überall im Tierreich finden wir kleine Abweichungen zwischen den beiden Körperseiten ein und desselben Individuums, und es ist sehr leicht möglich, dass solche, wenn auch geringfügige Unterschiede, soweit ins Fetalleben zurückreichen.

Der Umstand, dass wir hier an zwei voneinander getrennten Stellen ein Lumen in der Anlage finden, steht offenbar mit der Entstehung dieses in engstem Zusammenhange. Es ist bekannt, dass die Anschauungen über die Lumenbildung keine einheitlichen sind, ja man weiss nicht einmal sicher, ob die Bildung von der Mundhöhle nach distal vorangeht, oder ob sie an einer oder mehreren Stellen der Anlage ohne Vermittlung des Mundhohlraumes zustande kommt. Letzteres ist das Wahrscheinlichere, und damit kann man auch den Befund an diesem Stadium recht gut in Einklang bringen. Inwieweit die mehr lockere Lagerung der in der Mitte gelegenen Zellen der Anlage jüngerer Embryonen damit in Verbindung zu bringen ist, ob sie überhaupt in ursächlichem Zusammenhange steht oder nicht, ist zunächst noch ganz unklar. Immerhin glaube ich, dass gewisse Beziehungen bestehen, so dass man die lockere Lagerung früherer Stadien nicht als einen zufälligen Befund ansehen darf.

Den oben geschilderten typischen Bau finden wir in allen Stellen des Ganges, und nur ganz unbedeutende Abweichungen, die mitunter durch die mechanischen Einflüsse der Umgebung bedingt sein dürften, wie z. B. eine geringe Abflachung des Querschnittbildes in unmittelbarer Nähe des Mundbodens, werden gesehen. Wenn man nun einen Längsschnitt untersucht, dann bekommt man Bilder, die mit den oben geschilderten übereinstimmen und sich aus der veränderten

Schnittführung ganz leicht erklären lassen; auch jetzt sieht man die Zellen der Randzone als cylindrische Gebilde, die eng aneinander geschmiegt eine neben der anderen liegen, nach der Mitte findet man die primitiveren Zellen, die die Hauptmasse bilden. Dass diese lockerer liegen, erhellt schon aus dem Umstande, dass man hier durch eine weniger dicke Schicht hindurchsehen muss, als an der Randpartie. Dieses Verhalten besteht an allen Stellen des Hauptganges bis zu der Stelle, wo dieser in die Seitenzweige übergeht. Hier werden dann die Kernteilungsfiguren erheblich reichlicher, so dass man also annehmen kann, man befindet sich hier in der Nähe eines ausgesprochenen Wachstumszentrum.

Stadium VII. (Hahn.) An der Kreuzungsstelle des Ganges mit dem Nervus lingualis sind die Verhältnisse gegen früher kaum verändert, eine dichtere Randzone kann — wenn mitunter auch nicht ganz leicht — gegen eine lockere Schicht nach der Mitte zu abgegrenzt werden. Ein Lumen ist an dieser Stelle jetzt nicht zu finden. Wenn wir die Stelle, die wir untersuchten, dadurch charakterisierten, dass wir als Erkennungszeichen die Kreuzung mit dem Nervus lingualis angaben, so darf man nun keineswegs diese Stelle ohne weiteres mit der vergleichen, an der im vorhergehenden Stadium die Kreuzung mit dem nämlichen Nerven gesehen wurde; es soll diese Bestimmung lediglich eine leichtere Orientierung im Präparate ermöglichen. Es darf nicht vergessen werden, dass die Drüse nach distal verlagert wird, und dass andererseits die Mündungsstelle immer weiter nach vorne rückt, dadurch kommen immer andere Punkte des Ganges mit anderen Punkten der Umgebung in Berührung, wenn es auch auf den ersten Blick so erscheint, als ob die Beziehungen zwischen Nerven und Gang dauernd ganz unverändert bleiben sollten. — Weiter ventral, nach der Mündung zu, sieht man, wie das Lumen der Mundhöhle sich eine Strecke weit in den Epithelgang fortsetzt, und wenn man

von hier aus, nach dorsal fortschreitend, die einzelnen Schnitte durchmustert, dann findet man, dass zwischen soliden Stücken des Ganges solche eingeschoben sind, die einen Hohlraum in der Mitte beherbergen. Dies kann im ganzen viermal gesehen werden, so dass wir also zurzeit ausser dem an der Mündung befindlichen Lumen noch vier davon unabhängige Lumenstellen zu verzeichnen haben. Es kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass von diesen Stellen die weitere Lumenbildung ausgeht, dass wir es also mit mehreren voneinander unabhängigen Lumenbildungszentren zu tun haben. Diese zellfreien Stellen sind vielfach recht klein und mitunter nur eben als solche zu erkennen, meistens rund, doch auch hin und wieder ein wenig mehr länglich, ganz besonders dann, wenn der Schnitt nicht genau senkrecht auf dem Gange steht.

Kurz vor dem Eintritt in die Bindegewebskapsel wird der Strang parallel zu einer Längsachse getroffen und es erscheint jetzt der Gang als eine Art Hohlrinne mit allerdings nur sehr geringer Vertiefung in der Mitte, fast allein daran zu erkennen, dass die Zellen weniger dicht liegen und an manchen Stellen zu innerst eine gewisse Masse gefunden wird, die eine Struktur überhaupt nicht erkennen lässt und entweder als Sekretionsprodukt oder als zerfallene Zelle aufgefasst werden muss, sie nimmt einen bläulichen bis roten Ton an. Diese Masse ist zurzeit noch sehr gering, und die Annahme, dass es sich hier um zugrunde gegangene Zellen handeln könnte, findet eine gewisse Stütze in dem Vergleich mit den entsprechenden Befunden am Schwein, wo man ganz Ähnliches beobachten konnte.

Der Hauptgang tritt in diesem Stadium ziemlich geraden Verlaufs in die Kapsel ein und verläuft bis ungefähr in die Mitte der Anlage, dann jenes Etagenwerk aufbauend, das oben beschrieben ist. Hier, im letzten Teil seines Verlaufes, nimmt er jetzt einen Aufbau an, der den späteren Verhältnissen schon ganz bedeutend ähnelt, denn, abgesehen von der Lumen-

bildung, ist die Wand hier 2—3 schichtig, also so, wie wir sie auch später finden. Trotzdem die Zellen als Einzelindividuum noch nicht besonders differenziert sind, sondern einander ähnlich, rundlich, länglich bis cylindrisch oder oval sind, so macht das Ganze doch einen ziemlich festgefügten Eindruck und lässt die Suprematie dieses Gebildes gegenüber den anders konstruierten Endknospen deutlich hervortreten, auch trotz des von jenen auf das Bindegewebe ausgeübten Einflusses.

Stadium VIII. (Karl a.) Inzwischen ist nun ein Umstand eingetreten, der wesentlich dazu beiträgt den Hauptgang in die Lage zu bringen, in der er dauernd verharren soll, es ist nämlich die Umwachsung der Zunge so weit vorangeschritten, dass die Mündung des Hauptganges zu diesem Organ nun keinerlei Beziehungen mehr unterhält, sie gehört jetzt in das Gebiet des Mundbodens. Dass der an die Mündung sich anschliessende Teil des Ganges ein Lumen hat, konnte schon früher gezeigt werden, und es ist dies nun deutlicher geworden, indem der zellfreie Raum, den die Randzellen jetzt umschliessen, grösser geworden ist. Nach innen und aussen ist das Gebilde jetzt gut begrenzt, nach letzterer Seite durch die Basalmembran resp. vom Bindegewebe her durch die charakteristische Form der Zellen in der nächsten Umgebung, nach innen zu durch eine feine Linie, die offenbar das Querschnittsbild einer zum Körper der Zellen gehörenden Membran darstellt. Indem nämlich die Oberfläche der einzelnen Zellen sich verdichtet und diese verdichtete Masse mit der von den Nachbarzellen gebildeten verschmilzt, entsteht ein die Wand des Ganges auskleidendes Rohr. Sobald dies eingetreten ist, treten prinzipielle Änderungen im Aufbau der Wand wohl nicht mehr ein, sie behält im Prinzip das Gefüge, das sie jetzt hat, und das sie auch früher schon annähernd in derselben Art zeigte. Die Wand besteht aus drei Reihen von Zellen, deren

äussere mehr lang cylindrisch sind, mitunter findet man freilich, wenn auch nicht allzu häufig, zwischen diesen hohen Cylinderzellen eingebettet ganz grosse primitive runde Zellen. Die innerste Schicht ist auch verändert, insofern die Zellen gut aneinander schliessen, während die mittelste Schicht die primitivste zu sein scheint. Es entsteht nun natürlich sofort die Frage, wie die Vergrösserung des Lumens zustande kommt, und mir scheint das auf folgende Weise vor sich zu gehen. Die Zellen der Wand teilen und vermehren sich dauernd, und das so gewonnene Material wird ausser zum Längenwachstum auch zum Wachstum in der Frontalebene verwandt, oder mit anderen Worten: Wenn eine Zelle, die an dem Aufbau der Gangwand beteiligt ist, sich so teilt, dass nach Vollendung dieses Prozesses eine Zelle mehr in der Reihe liegt (im Frontalschnitt gesehen), dann muss, wenn diese Zelle durch Wachstum die Grösse ihrer Nachbarn erreicht, entweder eine davon aus der Reihe herausgedrängt werden oder der Bogen als Ganzes wird grösser. Wenn ich das vielleicht ganz grob mit dem Bau einer Fensterwölbung vergleichen darf: Wenn hier der Maurer in die geschlossene Reihe der Steine einen neuen einfügen soll, ohne dass die Endpunkte geändert werden, so kann er das nur dann ausführen, wenn er ein Unterstützungsbrett nimmt, das einen grösseren Umfang hat. Auf ähnliche Weise, wenn auch nicht direkt damit vergleichbar, kann man sich die Vergrösserung des Lumens vorstellen. Dies alles gilt zunächst nur für den Teil des Ausführungsganges, dessen Lumen direkt im Zusammenhang mit der Mundhöhle steht. Der ganze andere Teil ist noch nicht einheitlich kanalisiert, man findet Strecken, die lumenlos sind, und dann wieder solche, die ein Lumen zeigen.

Ausser dem an der Mündung gelegenen kanalisierten Stück finden wir an vier Stellen Hohlräume im Gang, die nicht viel breiter sind als früher, wohl aber ein wenig länger sein dürften.

Ob diese vier Stellen die vier Kanalisationszentren eines früheren Stadiums sind, oder ob vielleicht ein oder zwei der am meisten mundwärts gelegenen mit in den Mündungskanal einbezogen sind und dafür eine entsprechende Anzahl neuer entstanden ist, kann zunächst gar nicht entschieden werden. Auffallend ist, dass an den vier Kanalisationszentren die Gangwand aus nur zwei Zellschichten besteht und auch die Differenzierung nicht so weit vorangeschritten ist. Ebenso wie der oralwärts gelegene Teil ist auch der letzte drüsenwärts gelegene vollständig kanalisiert, auch hier findet sich, wenigstens soweit der Gang innerhalb der Kapsel liegt, ein sehr nennenswertes Lumen. Auffallenderweise ist hier die innere Zellage besser charakterisiert als die äussere, die Zellen sind kurz, eng aneinander gelagert, fast kubisch, die äussere Schicht ist mehr primitiv, die einzelnen Zellen mehr rund. Innerhalb des Lumens findet sich stellenweise eine kernlose, blassgefärbte, strukturlose Masse, vielleicht eingeschmolzene Wandzellen, vielleicht aber auch ein echtes erstes Sekret.

Stadium IX. (Otto.) Die eigenartige Ungleichheit in der Ausbildung der einzelnen Teile des Hauptganges ist auch in diesem Stadium noch nicht verschwunden und macht sich besonders dadurch bemerkbar, dass an einigen Stellen ein Lumen vorhanden ist, wohingegen es an anderen fehlt. In der Differenzierung der Zelle als Einzelindividuum ist ein Fortschritt kaum zu bemerken, die Anordnung zu Reihen und das Aussehen ist noch unverändert. Wenn ein Lumen vorhanden ist, dann kann die Reihenanordnung besser gesehen werden, als wenn ein solches fehlt; in diesem Falle liegen die einzelnen Zellen scheinbar ohne irgend eine Ordnung wirr durcheinander. Es besteht eine, wenn auch nicht sehr deutliche Differenz zwischen den beiden Seiten des Embryo, insofern an Stellen, wo der Gang auf der einen Seite ein Lumen zeigt, der der anderen ein solches nicht erkennen lässt.

An der Stelle, wo der Gang sich mit dem Nervus lingualis kreuzt, also an einem Punkte, der relativ leicht zu bestimmen ist, finden wir jetzt folgende Verhältnisse. Die äussere Lage von Zellen, die alle mehr oder weniger gestreckt sind, so dass eine grosse Achse und eine kleine Achse deutlich voneinander getrennt werden kann, ist so gelagert, dass die grosse Achse nach dem Mittelpunkt der Anlage zu zeigt, während die nach innen zu von dieser Schicht befindlichen Zellen weniger differenziert, mehr rund oder polymorph sind. Die Kerne der ersteren Schicht sind mithin länglich, der inneren rund, bläschenartig. Ein Lumen ist hier nicht zu finden, und auch die Zellagerung deutet nicht darauf hin, dass an anderen Stellen des Ganges eventuell eines gelegen sein könnte. Es besteht also somit eine gewisse Inkongruenz unter den einzelnen Teilen eines sonst ziemlich homogen gebauten Gebildes. Ein ähnliches Verhalten findet sich auch an anderen Stellen der Speicheldrüsenentwickelung, doch ist es ohne Frage bei der Lumenbildung am prägnantesten.

Nach aussen von der eben genannten Stelle ist das ganze Gebilde sehr gut abgrenzbar, und besonders an einem Punkte, wo das umliegende Bindegewebe ein wenig geschrumpft ist, so dass ein Spalt zwischen Epithel und Bindegewebe entstanden ist, kann man ganz deutlich eine Basalmembran erkennen, die als begrenzende Hülle eine gewisse Rolle spielt. Wenn nun auch derartige Präparate nicht besonders geeignet sind, um die Frage der Herkunft resp. der Zugehörigkeit dieser Membran zu entscheiden, so kann ich nur sagen, dass ich auf Grund dieses Präparates der Meinung bin, diese Basalmembran gehöre zum Epithel, denn wenn es dem Bindegewebe zuzuordnen sei, dann müsste doch zum mindesten — an einer Stelle wenigstens — eine Faser zu diesem Gewebe hinziehen, oder jenes selbst irgendwelche Anzeichen dafür geben.

An der Stelle, wo der Gang sich nach der Seite zu wendet, um am Musculus mylohyoideus vorbei sich nach der Drüse hinzubegeben, findet sich wieder eine kanalisierte Stelle, die dieses Mal im Längsschnitt getroffen ist. Hier beobachtet man nun im Prinzip die nämlichen Zustände wie beim Querschnitt, wir sehen eine äussere und eine innere Zellschicht, nur ist die Differenzierung hier nicht so klar und deutlich, die Kerne der äusseren Zellschicht sind enger gelagert, auch ein wenig mehr länglich, die der inneren Zone grösser, bläschenförmig und mehr rund. Das Lumen ist deutlich zu erkennen, wenn auch die Begrenzung wegen der Übereinanderlagerung der Zellen nicht ganz leicht ist. Es hat hier den Anschein, als ob epizellulär eine Membran gefunden wird, die als Begrenzung nach dem Lumen zu angesehen werden kann. Inwieweit es sich hier um eine echte Membran oder nur um eine verdichtete Aussenschicht handelt, das kann — wie auch zuvor — nicht ohne weiteres entschieden werden. Der Farbton dieser Stelle ist sehr ähnlich der der Basalmembran anderer Zellen, doch darf man auf dieses allein keinen allzu grossen Wert legen. Die Abgrenzung gegenüber dem Bindegewebe macht einige Schwierigkeiten, kann an den Seitenteilen durch die verschiedene Lage der Zellachse einigermassen sicher durchgeführt werden, proximal und distal aber, wo die Zellen nicht die ganz charakteristische Gestalt haben und der Schnitt sie in allen möglichen Ebenen zeigt, und so die charakteristische Form vielfach verdeckt wird, ist eine Trennung nicht mit absoluter Sicherheit durchzuführen. Innerhalb des eigentlichen Drüsenbereiches, also innerhalb der Kapsel, zeigt der Gang, wo er nun als Hauptgang den Gängen anderer Ordnung gegenübersteht, ein ganz charakteristisches Verhalten. Hier ist er fest gefügt, die Zellen liegen dicht nebeneinander, alle ziemlich gleich in Form und Grösse. Durch mechanische Einflüsse, vielleicht auch in Rücksicht auf die spätere Funktion, ist seine Gestalt beein-

flusst, alle Zellen sind länglich, die grosse Achse senkrecht auf die Längsachse des Ganges gerichtet. So bilden sie zwei- und an manchen Stellen dreireihig ein festes Gefüge, das sich ganz wesentlich von den lockeren Zellverbänden des umliegenden Bindegewebes unterscheidet, aber auch ebenso deutlich von den Epithelknospen, die eine viel primitivere Lagerung der Zellen zeigen, und allein schon aus diesem Grunde, wegen der Grösse des einzelnen Zellindividuums und wegen der vielen Kernteilungsfiguren eine morphologische Unterscheidung leicht erscheinen lassen.

Der Einfluss auf das Bindegewebe ist deutlich und macht sich ganz besonders in der strähnenförmigen Anordnung der Nachbarzellen bemerkbar. So läuft denn der Hauptgang in schwachen Windungen ziemlich durch die ganze Länge des Drüsenkörpers, unterwegs seine Seitenäste abgebend. Dabei bleibt seine Wandkonstruktion an allen Stellen die gleiche, und auch das Lumen, das etwa 2—3 mal so breit ist wie eine Zelle der Wand, zeigt wohl überall das gleiche Mass. Das deutet darauf hin, dass die einzelnen Teile des Ganges, allerdings nur innerhalb der Kapsel, untereinander anatomisch und physiologisch als gleichwertig zu erachten sind. Auffallend ist die geringe Anzahl von Kernteilungsfiguren, die offenbar der Ausdruck dessen ist, dass der Gang keine allzu grossen Veränderungen mehr durchzumachen hat, oder dass diese wenigstens sich langsam vollziehen, ganz besonders auch im Hinblick auf die Endknospen, wo Kernteilungsfiguren wieder reichlicher gefunden werden.

Stadium X. (Wilhelm.) Die zuletzt beschriebenen Zustände finden sich auch in dem nun folgenden Stadium, so kann man z. B. in der Schnitthöhle der Sublingualmündung, die ein wenig weiter dorsal liegt als die der Submaxillaris, eben dieselbe Anordnung der Wandzellen finden und trifft auch hier auf das gleiche Aussehen der Kerne. An einigen Stellen

will es scheinen, als ob das Plasma die Farbe nicht so stark aufgenommen habe, wie in früheren Stadien, doch meine ich, dass dies nicht irgendwie beachtenswert ist. Hingegen deutet die Konstanz des Befundes am Hauptausführungsgang darauf hin, dass ein gewisser Dauerzustand der embryonalen Entwickelung erreicht ist, und dies relativ früh, und nun die Verhältnisse lange Zeit annähernd unverändert bleiben. Wenn wir späterhin wiederum bedeutende Veränderungen am Hauptgang wahrnehmen können (es braucht wohl nur an die Ampullenbildung erinnert zu werden), dann drängt sich natürlich die Frage auf, warum so lange Zeit hindurch ein Stillstand und dann erst wieder eine Weiterentwickelung? Dass es sich nicht um einen allgemeinen Stillstand der Entwickelung handelt, geht aus dem Verhalten des Drüsenkörpers und aus dem Fortschritt in der Entwickelung anderer Organe hervor. Man kann dies vielleicht in Zusammenhang bringen mit der Verlagerung des Drüsenkörpers nach hinten resp. distal und unten. Es ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass zunächst die neue Lage erreicht werden soll, und dann erst die feineren histologischen Veränderungen im Aufbau der Wand selbst stattfinden. Dadurch, dass der Embryo ziemlich stark wächst, wird auch der Kopf grösser, und mithin muss auch der Hauptgang an Länge zunehmen, besonders da auch gleichzeitig eine Verlagerung des Drüsenkörpers nach distal zu eintritt. Welches nun letzten Endes die Gründe hierfür sind, kann nicht entschieden werden, an den Zellen der Drüsenanlagen ist nichts Diesbezügliches zu sehen, auch nicht an den Organen der Umgebung.

Stadium XI. (F. W.) Das nun folgende Stadium bringt wenig Neues, die gröberen und feineren anatomischen Verhältnisse sind noch immer die gleichen wie zuvor, denn wenn auch die Drüse durch weitergehende Verzweigung und durch die Aussendung neuer Sprossen an Umfang zugenommen hat,

so sind damit noch keine neuen Gesichtspunkte gegeben, die für das Verständnis der Entwickelung von Belang wären. Das Wesentlichste ist — abgesehen von der Verlängerung des Ganges —, dass die Lumenbildung jetzt einheitlicher geworden ist, und dass die einzelnen Lumenbildungszentren miteinander zu verschmelzen beginnen. Die Kanalbildung hat nicht in allen Teilen gleichmässige Fortschritte gemacht, denn nahe der Mündung ist das Lumen jetzt eher unbedeutender wie zuvor. Damit stimmt es auch überein, dass die Mündung selbst, die anfänglich ja ganz deutlich gesehen werden kann, ebenfalls im Laufe der Entwickelung abnimmt, punktförmig wird und dann zum Schluss überhaupt nicht mehr gefunden wird. Es scheint sich bei beiden um denselben Prozess zu handeln, wenn freilich auch nicht in der Intensität und der Ausdehnung. Welche Bedeutung dies hat, ist zunächst gar nicht einzusehen, denn man sollte gerade im Gegenteil annehmen, dass, je mehr die Drüse dem Ende der Embryonalentwickelung näher kommt, die Mündung um so deutlicher und die anschliessenden Teile des Hauptganges um so mehr kanalisiert werden. Die Vermutung, dass das Gegenteil geschehe, um das Gebilde möglichst von der Mundhöhle abzuschliessen, trifft sicher nicht den Kernpunkt der Sache.

Der Terminalteil des Hauptganges zeigt eine Weiterentwickelung des früheren Stadiums, das Lumen ist grösser geworden und hat besonders in dem Teil, der innerhalb der Kapsel liegt, Fortschritte gemacht. Damit hängt es denn wohl zusammen, dass auch das Gefüge der Wand eine Veränderung erfahren hat, denn wenn zuvor nur die äussere Zellreihe eine typische Anordnung und Zellgestalt aufwies, die innere aber mehr unregelmässig gebaut war, dann ist jetzt insofern ein Wandel eingetreten, als auch an der inneren Reihe das nämliche Prinzip der Anordnung hervortritt, auch hier sind jetzt die Zellen meist cylindrisch, wenn frei-

lich nicht immer von so ganz ausgesprochener Gestalt, wie in der äusseren Reihe; auch die Lagerung ist eine engere, und dadurch ist vielleicht gerade die Gestaltsänderung zu erklären. In diesem Falle würde es dann auf eine mechanische Erklärung hinauslaufen, die man vielleicht in Korrelation bringen kann mit dem Weiterwerden des Lumens. Wahrscheinlich ist es aber, dass durch einen uns noch unbekannten Faktor, der vermutlich in den Epithelien der äusseren Reihe zu suchen ist, die Umwandlung zustande gekommen sein wird.

Stadium XII. (Gustel.) Wenn man in dem nun folgenden Stadium den innerhalb der Kapsel verlaufenden Teil des Hauptganges untersucht, so bietet er das Bild eines ganz in sich abgeschlossenen Ganzen. Die Wand besteht aus zwei Reihen von Zellen, und wenn man mitunter zwischen diesen beiden Reihen noch eine dritte erblicken kann, dann will es mir scheinen, als ob das eine Täuschung ist, indem dann eine darunter gelegene Zellreihe hindurchschimmert, so dass man zu der Annahme berechtigt ist, dass die Wand des Hauptganges aus zwei Zellreihen zusammengesetzt ist. Die schon im Vorstadium zu beobachtende Anordnung der Elemente der inneren Zone macht weitere Fortschritte, und wenn die einzelnen Zellen in bezug auf ihre Form auch noch nicht ganz genau charakterisiert sind, und wenn auch die Aufreihung noch nicht gänzlich durchgeführt ist, so lässt das doch keinen Zweifel mehr darüber, dass die Zellen dieser Innenschicht nach dem nämlichen Prinzip geordnet werden wie die der äusseren Reihe. Die langgestreckte cylindrische Zellform macht sich deutlicher bemerkbar, und man kann jetzt schon vielfach erkennen, dass die freien, dem Lumen zugekehrten Teile benachbarter Zellen ganz genau in einer Höhe liegen, wodurch eine deutliche und glattrandige Begrenzung des Lumens erreicht wird, epizellulär findet man eine Membran, die als dichtere Aussenzone des Zelleibes anzusehen ist, und die dem

Lumen noch mehr das Ansehen eines Rohres zuerteilt. Die Kerne der Wandzellen sind länglich, entsprechend der allgemeinen Zellform, und es kann an ihnen die Aufreihung der Zellen deutlich erkannt werden. Da, wo die Form der Zellen von dem geschilderten Typus abweicht, liegt wohl kein genau axiales Bild vor.

Die an die äussere Schicht angrenzenden Zellen des umliegenden Bindegewebes können leicht als solche bestimmt werden, wenn auch, wie das vielfach gesehen wird, eine ganz enge Anlagerung stattfindet; wenn nicht anders, so kann die Richtung der Zellachse als Kriterium mit herangezogen werden, denn die der Bindegewebszellen verläuft tangential. Dieses Verhalten gilt für den ganzen innerhalb der Kapsel dahinziehenden Teil des Hauptausführungsganges bis zu der Stelle, wo er infolge von Teilung als solcher sein Ende findet. An dieser Stelle müssen die Zellen der inneren Reihe einen grösseren Kreis beschreiben wie die der äusseren, und es macht sich diese Raumverschiebung dadurch bemerkbar, dass mitunter die Zellen Keilform annehmen. Hier findet man nun innerhalb des Lumens eine feine schleimig aussehende Masse, die keine Farbe angenommen hat und ein nicht ganz homogenes Aussehen zeigt, vielleicht, dass es sich hier um Sekret handelt, das dann eventuell von den Zellen der Wand abgesondert ist, vor welchen es gelegen ist, es könnte sich aber auch um zugrunde gegangene aus der Wand abgestossene Zellen handeln (cf. oben). Wenn man den Gang nun oralwärts verfolgt, und an der Stelle untersucht, wo der Hauptausführungsgang auf dem hintersten Teile des Musc. mylohyoideus aufliegt, dann ist ein Lumen nicht mehr zu erkennen, die Zellen erscheinen hier auch nicht mehr so schön cylindrisch, wenn sie auch ganz eng aneinander gepresst gefunden werden; es scheint also die Cylinderform der Zellen bis zu einem gewissen Grade mit der Bildung des Lumens

zusammenzuhängen, ohne dass mit Sicherheit entschieden werden kann, was das Primäre und was das Sekundäre ist. Weiter oral finden sich dann wieder Stellen, wo das Vorhandensein einer epizellulären Membran dartut, dass hier eine Lumenbildung zum mindesten in Vorbereitung ist. An solchen Stellen beobachtet man dann auch mitunter Zellen, die von der Innenschicht bis tief in die Aussenschicht hineinreichen und eine Biskuitform erkennen lassen.

Wenn man hier den Gang mit dem dicht daneben gelegenen der Sublingualis monostomatica vergleicht, dann findet man, dass der Ductus submaxillaris sich durch die bedeutende Grösse seines Durchmessers, durch die umschriebenere Form und bessere Anordnung der einzelnen Zellen unterscheidet. Wenn man nun den Gang noch weiter oral verfolgt, dann findet man, dass, obwohl stellenweise von einem Lumen keine Spur zu finden ist, sich dann doch an allen Stellen ein solches vorbereitet. Ganz in dem gleichen Sinne kann man das bereits entstandene Lumen des vordersten Teiles des Ganges auffassen, denn das ist ja die Stelle, wo wir bald die Ampulle des Ausführungsganges finden werden. Der Spalt ist hier noch nicht sehr breit und misst kaum die halbe Breite einer Zelle. Über die Zusammensetzung der Wand dieses Teiles ist nichts Besonderes zu bemerken.

Stadium XIII. (Rollo.) Mit der oben kurz genannten Veränderung der Mündung scheint, nach dem Befunde am folgenden Stadium zu urteilen, die Bildung der Ampulle in Zusammenhang zu stehen, die uns das jetzt zu beschreibende Präparat deutlich zeigt. Es ist natürlich interessant, zu untersuchen, wie die Wand dieser Ampulle zusammengesetzt ist, und nachzusehen, ob man nicht aus der Gestalt der Wandzellen vielleicht einen Schluss ziehen kann über die vermutliche Entstehung dieser Bildung.

Sobald der Gang ein ganz kleines Stück in der Sub-

lingualfalte nach distal verlaufen ist, biegt er nach unten um und bildet nun in seinem weiteren Wege nach hinten die Erweiterung. An dieser Stelle besteht die Wand aus zwei Reihen von Zellen, die alle ziemlich gleich gebaut sind und als hohes Epithel aufgefasst werden müssen, wenngleich ihre Gestalt auch nicht gerade sehr charakterisiert ist. An dem Teil der Bildung, der der Zunge abgewandt liegt, findet sich im Lumen eine krümelige Masse, die einen blassen Ton angenommen hat, die keine Zellstruktur zeigt, aber unschwer als ein Abkömmling der Wandzellen angesehen werden kann. Eine Basalmembran, die das ganze Gebilde nach den umliegenden Geweben zu abgrenzt, ist zu erkennen, wenn sie auch wegen des dichten Anliegens des Bindegewebes nicht allzu deutlich gesehen werden kann. Ebenso wie nach aussen ist auch nach innen eine begrenzende Membran vorhanden, die die Konturen des Lumens scharf und deutlich vorspringen lässt und erreicht, dass nicht einzelne Zellen in das eigentliche Lumen hineinragen, also eine Weiterbildung früher angedeuteter Zustände. Wenn man sich mehr der Mitte der Ampulle nähert, dann werden die Zellen der Wand immer niedriger und zuletzt sind die beiden Achsen einander gleich, mit anderen Worten, wir haben hier ein kubisches Epithel vor uns. Das schliesst freilich nicht aus, dass zwischen diesen Zellen immer einige wirkliche Cylinderzellen eingeschaltet sind, was auch ganz gut geschehen kann, ohne den Aufbau der Wand als Ganzes zu verändern. Auch hier sind noch zwei Reihen von Zellen zu erkennen, und wenn es an manchen Stellen den Eindruck macht, als ob noch eine mittlere Zellage vorhanden wäre, dann ist es die Schnittführung, die bewirkt, dass eine der beiden Schichten der darunter gelegenen Stellen durch die scheinbare Verlagerung hindurchschimmert. Man blickt nämlich in diesem Falle nicht gerade auf den Wandquerschnitt, sondern schräg. Je mehr man sich dem Ende der Ampulle

nähert, um so mehr nimmt auch das Epithel wieder die Gestalt an, die wir sonst immer an ihm wahrgenommen haben, und man kann auf diese Weise einigermassen sicher die Grenze ziehen zwischen der Ampulle einerseits und dem eigentlichen Ausführungsgang andererseits. Zunächst bleibt das Lumen noch relativ gross und wird nur ganz allmählich kleiner.

Es liegt natürlich nahe, dass man diese Abplattung auf mechanische Einflüsse zurückführt, etwa auf den Druck des hier angesammelten embryonalen Sekretes, denn der Umstand, dass eine kontinuierliche Verbindung mit dem eigentlichen Drüsenkörper noch nicht besteht, ist insofern ohne Belang, weil wir wissen, dass auch die Zellen des Ganges zu sezernieren imstande sind. Freilich finden wir nun kein Sekret in der Ampulle, das sich färberisch dokumentieren würde, oder wenigstens nur ganz minimal, doch kann dies durch die verschiedenen Manipulationen der Technik ausgelaugt sein, oder es hat keine Farbe aufgenommen und ist uns darum unsichtbar. Dieser mechanischen Erklärung steht nur ein Punkt entgegen, nämlich das Verhalten der Epithelien in dem Teile des Hauptganges, der sich unmittelbar an die Ampulle anschliesst und mit ihr in direktem Zusammenhange steht, denn wenn wirklich eine so bedeutende Spannung innerhalb der Ampulle bestanden hätte, dass sie die Gestalt der Zellen beeinflusste und sie sogar abflachte, dann hätte sich der Druck der Flüssigkeit auch auf die Stelle erstrecken müssen, die hinter der Ampulle liegt, und hier müssten wir dasselbe Phänomen finden, denn dass dieser Teil nicht mit Flüssigkeit ausgefüllt sein sollte, ist ausgeschlossen. So stösst die mechanische Erklärung hier auf eine ganz bedeutende Schwierigkeit.

Wenn es nun erlaubt sein soll, noch einmal auf das Sekret zurückzukommen, das wir in der Ampulle finden, so sind das offenbar nur geringe Reste, die wir da sehen. Es scheint uns kaum einem Zweifel zu unterliegen, dass es sich hier zum

Teil um zugrunde gegangene Wandzellen, zum Teil vielleicht auch um ein echtes Sekret handelt, denn wenn wir auch genau wissen, dass das Sekret beim erwachsenen Tier nicht mit der Zerstörung der Zellen einhergeht, sondern von diesen nur produziert wird, so liegen hier die Verhältnisse wesentlich anders, denn einmal können Zellen abgestossen werden, um das Lumen zu erweitern, indem man sich vorstellt, dass die innere Zellage sich auflöst, während von aussen eine neue angelagert wird, in welchem Falle das Sekret dann das Nebenprodukt wäre; zum andern könnten aber auch einzelne Zellen aus der Wand abgelöst werden und sich auflösen, um den Raum auszufüllen, der durch die Vergrösserung des Lumens — durch Zellvermehrung — zustande kommt; in diesem Falle wäre das Sekret das Hauptprodukt. Welche von den beiden Möglichkeiten hier nun vorliegt, kann ich nicht sicher entscheiden, denn das Sekret, das offenbar nur zum geringsten Teile sichtbar ist, gibt keine Anhaltspunkte, nur soviel kann gesagt werden, dass die krümeligen Massen notwendigerweise von Zellen herrühren müssen, und dass zum mindesten der sichtbare Teil des Sekretes Zerfallsprodukte der Zellen sind. Ob der Rest nun ein wirkliches Sekret der Wandzellen ist, oder ob es sich einfach um Gewebsflüssigkeit handelt, kann nicht gesagt werden, dass aber etwas vorhanden sein muss, ist ausser allem Zweifel, denn es ist nicht denkbar, dass eine Stelle eines Embryos „leer", d. h. mit Luft gefüllt ist. Spuren dieses krümeligen Sekretes lassen sich ziemlich weit in dem eigentlichen Kanal jenseits der Ampulle nachweisen, also ein Beweis dafür, dass, wenn mechanische Ursachen die Zellabplattung bedingt hätten, dieselben hier ebenfalls hätten wirksam sein müssen.

Die erste der eben gemachten Annahmen ist ziemlich unwahrscheinlich, wenn man die ganze Frage von dem Standpunkt der Lumenbildung aus betrachtet: die Zellen der ein-

zelnen Schichten bewahren so sehr ihr Aussehen, ihre Form und Färbbarkeit, dass man annehmen muss, es sind in jedem Stadium dieselben, die man sieht, nur vermehrt, denn wenn die innere Reihe zugrunde ginge, und die mittlere an die Stelle der inneren, die äussere an Stelle der mittleren träte, dann kann man noch ganz gut verstehen, dass die jetzige innere (die aus der ungeordneten mittleren hervorgegangen wäre) eine bestimmte Zellgruppierung der einzelnen Elemente aufweisen muss, es wäre aber ganz unmöglich einzusehen, warum die jetzige mittlere (die aus der äusseren hervorgegangen wäre) die Zellordnung aufgegeben hat, die sie ja als äussere Zellreihe einmal gehabt hatte und sie als innere wieder bekommen wird. Es ist demzufolge offenbar, dass jede der Zellreihen die einmal eingenommene Lage behält, aber durch Vermehrung dafür sorgt, dass die Zirkumferenz beträchtlicher wird, womit dann das Lumen auch grösser werden muss. Von diesem Standpunkte aus kommt die Lumenbildung nicht durch Zelleinschmelzung, sondern durch Zellvermehrung zustande, und dann ist jene krümelige Masse zum mindesten ein Nebenprodukt, hervorgerufen durch Zellzerfall (?) und Sekretion. Vielleicht darf ganz kurz auf die Verhältnisse beim Schwein hingewiesen werden, wo Ähnliches in bezug auf die Bildung des Sekretes gefunden wurde[1]):

„Der Hauptausführungsgang, anfänglich wohl besonders der Teil, der aus der Kapsel heraustritt, später aber auch der innerhalb der Kapsel gelegene, wächst schnell und sein Lumen wird immer breiter und deutlicher, gleichzeitig sieht man aber auch, wie seine innere Oberfläche nicht mehr so glatt ist, oder besser, nicht mehr so scharf begrenzt wird, wie den deutlich gefärbten Zellen, die die Wand des Ganges bilden, sich Zellen anlagern, die schwach oder gar nicht mehr die Farbe

[1]) cf. Nr. 42. S. 54. Z. 9 v. u.

annehmen, die keine Kernteilungsfiguren zeigen, ja, in der Mehrzahl der Fälle nicht einmal einen Kern erkennen lassen. Da ferner auch die Umrandung oft undeutlich ist und man zudem reichlich Zellbröckel findet, so unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass diese Zellen dem Untergange geweiht sind. Im weiteren Verlaufe zerfallen sie immer mehr und an die Stellen der Zellen treten dann später kleine runde oder unregelmässig geformte Körperchen. Schliesslich findet man statt der Zellreste nur noch eine homogene, sich schwach färbende Masse in dem Ausführungsgange, und man könnte vielleicht annehmen, dass die eben geschilderten Zellen das Substrat hierfür liefern, welches man demnach als eine Art embryonalen Sekretes auffassen könnte.“

Stadium XIV. (August.) Die Ampulle ist bedeutender geworden und hat nicht nur eine Vergrösserung in die Länge und Höhe erfahren, sondern zeigt eine eigentümliche Form des Querschnittes, die von der früheren ovalen bis länglichen nicht unbedeutend abweicht, insofern das Querschnittsbild an ein oder mehreren Ecken ausgezogen erscheint und eine birnförmige, sichelförmige, dreieckige, auch mitunter unregelmässig fünfeckige Form resultiert. Wenn innerhalb eines schlauchförmigen Gebildes, wie es die Ampulle doch ohne Frage ist, ein bemerkenswerter Druck herrscht, dann pflegt das Gebilde eine möglichst runde oder zum mindesten eine länglich-ovale Form anzunehmen, und es entsteht nun die Frage, wie man das mit dem vorliegenden Bilde in Einklang bringen kann. Die Möglichkeit, dass die umliegenden Organe einer gleichmässigen Ausbreitung hindernd im Wege stehen, lässt sich an manchen Stellen ziemlich sicher nachweisen, so ist z. B. die Stelle der Ampullenwand, die gegen die zwischen den beiden Hälften des Unterkiefers gelegene Muskulatur andrängt, bogenförmig eingebuchtet, ein Ähnliches gilt für die Beziehung zur Innenfläche des Unterkiefers und zum Ductus sublingualis.

Mancherorts kann ein so einfacher Grund nun nicht gefunden werden, und man ist dann gezwungen anzunehmen, dass die Widerstandskraft der Wand gegen innerhalb herrschenden Druck nicht an allen Stellen gleich gross ist. Wie weit sich das an den Zellen kenntlich macht, ist noch eine offene Frage. In dem vorderen Teil der Ampulle, wo die Wand aus zwei Zellreihen zusammengesetzt ist, sind die Zellen einigermassen hoch, und wenn man nun hier eine solche Stelle, wo die Wand einen plötzlichen Knick zeigt, näher untersucht, dann findet man eigentlich nichts, was zur Erklärung angeführt werden könnte, denn dass die Zellen hier eine verschiedene Gestalt zeigen, dass sich zwischen die hohen Cylinderzellen mehr spitze und dreieckig geformte Zellen einschieben, das ist mehr als Folge, denn als Ursache anzusehen; ebenso ist auch dem Umstande, dass an diesen Punkten die epizelluläre Membran weniger deutlich gefunden wird, wohl ohne Bedeutung. In dem Masse, wie weiter distal das Lumen des Ganges enger wird, findet auch eine Veränderung der Wandzusammensetzung statt, denn es tritt nun eine dritte Schicht von Zellen auf, die sich zwischen die beiden anderen einschiebt und im allgemeinen durch das primitive Aussehen der einzelnen Individuen charakterisiert ist. Es ist ziemlich belanglos, feststellen zu wollen, von welcher Schicht diese mittlere abstammt, denn Unterschiede in der Funktion können daraus doch nicht abgeleitet werden. Diese Mittelschicht kann nun auch weiterhin verfolgt werden und ist z. B. an der Stelle, wo die Ampulle in den Gang übergeht, ganz deutlich zu erkennen. Obwohl die Gangwand dadurch nun bedeutend stärker wird, scheint das ihre Modulationsfähigkeit nicht zu beeinflussen, denn auch in dem Teil des Verlaufes, der diese dritte Schicht zeigt, findet eine häufige Änderung der Gestalt des Querschnittbildes statt, indem der Hohlraum bald rund, bald dreieckig, bald ganz unregelmässig erscheint. Eine besondere

Veränderlichkeit der Zellform scheint damit nicht verbunden zu sein, denn welche Stellen auch immer untersucht wurden, die Form der Einzelzelle war — wenigstens im Prinzip — immer die nämliche.

Stadium XV. (Hild.) Mit der weiteren Ausbildung der Ampulle geht nun auch eine Veränderung an den Zellen vor sich, denn man findet zunächst im vordersten Abschnitt der Erweiterung, dass die Zellen der Wand flacher geworden sind, dass also der Durchmesser der Zelle, der nach der Mitte des Hohlraumes zu zeigt, kleiner geworden ist im Verhältnis zu dem, der senkrecht auf diesem gedacht werden kann, oder mit anderen Worten, die Zellform geht aus dem Typus des Cylinders langsam in den flachen über; dabei ist der Kern der Zelle immer noch rund und wird ziemlich in der Mitte des Zelleibes gefunden. Es liegt natürlich sehr nahe, hier die Einwirkung mechanischer Kräfte zu sehen, denn da schon zuvor die Möglichkeit der Annahme eines erhöhten Druckes in der Ampulle bis zu einem gewissen Grade wahrscheinlich war, so ist man jetzt, wo eine so deutliche Abflachung der Zellen von innen nach aussen gefunden wird, natürlich erst recht versucht, hierin eine Stütze für diese Ansicht zu suchen. Die andere mechanische Möglichkeit, dass durch Druck von aussen eine entsprechende Zellkompression zustande gekommen ist, muss man abweisen, denn wenn auch in der Umgebung der Ampulle die Bindegewebszellen teilweise flach erscheinen, so kann daraus noch nicht auf die Anwesenheit eines so bedeutenden Druckes geschlossen werden. Damit ist es auch nicht in Einklang zu bringen, dass der Durchmesser der Ampulle grösser geworden ist, er hätte zum mindesten, wenn auch nicht kleiner, so doch wenigstens auf der alten Grösse verharren müssen.

Während an dieser Stelle die Zellen meist so gelegen sind, dass sie direkt hintereinander gefunden werden, ändert sich das Bild, besonders an der Stelle des grössten Durchmessers

der Ampulle, denn hier findet man kaum je zwei Kerne hintereinander, sondern es ist die Lagerung eine solche, dass die Kerne schräg liegen, dass also die Kerne der äusseren Reihe immer hinter der Zellberührungsstelle der inneren Reihe gesehen werden.

Gelegentlich kommt es nun sogar zu einer noch weitergehenden Zellkompression, so dass die Zelle dann eine flache Gestalt annimmt. Am Kern ist das weniger deutlich zu erkennen. In bezug auf das Auftreten der Mittelschicht sind keine neuen Gesichtspunkte zu verzeichnen, und das ist einer der bedeutendsten Einwände, die man gegen die Annahme eines erhöhten Innendruckes ins Feld führen kann, denn wenn wirklich von innen heraus ein solcher Druck wirksam wäre, dann müsste er sich auch an dieser Stelle bemerkbar machen, zumal das Lumen des Ganges jetzt einheitlich und überall so weit ist — zum wenigsten aber an der Stelle, wo die Mittelschicht zuerst gesehen werden kann —, dass eine g l e i c h m ä s s i g e Fortpflanzung desselben garantiert erscheint, und dass andererseits der Druck an einer Stelle eines Hohlraumes vorhanden ist und an einer anderen nicht, ist unmöglich, weil es mit den einfachsten physikalischen Grundgesetzen in Widerspruch steht. Diese Dreischichtigkeit der Wand bleibt etwa bis zu der Stelle bestehen, wo der Gang den freien Rand des Musculus mylohyoideus erreicht, dann schwindet allmählich diese Zone wieder, und der unter dem Muskel dahinziehende Teil, wie auch der innerhalb der Drüse verlaufende ist nur aus zwei Zellreihen zusammengesetzt. Beachtenswert ist, dass gerade der Teil des Ganges, der aus drei Zellreihen besteht, eingekeilt ist zwischen die grösseren Muskeln der Zunge, und es wäre nicht unmöglich, dass bei den Bewegungen der Zunge der Gang dauernd zusammengedrückt würde; durch eine Verstärkung der Zellwand um eine Reihe wird natürlich eine etwas grössere Festigkeit erreicht. Wenn diese Annahme zuträfe, dann würde man es

hier mit einer, allerdings erst postembryonal einsetzenden Einwirkung der Muskulatur auf die Epithelien zu tun haben.

Stadium XVI. (Hans.) Im vorderen Teile der Ampulle, wo die Wand nicht überall gleichmässig gespannt ist, sondern sich verschiedene Einziehungen finden, liegen die Zellen schön gleichmässig nebeneinander, und alle zeigen fast das nämliche Aussehen, das gilt besonders von der inneren Reihe, weniger von der äusseren, die noch immer den Eindruck macht, als sei sie im Wachstum und vor allem in der Anordnung und Aufreihung der einzelnen Elemente hinter der inneren Reihe zurückgeblieben. Diese innere Reihe ist nach dem Lumen zu durch eine deutliche Membran abgegrenzt, und gerade diese ist es, die das Lumen so scharf darstellt. Diese Membran ist wohl nur eine verdichtete Aussenschicht der Zellen und nicht im Sinne einer einheitlichen Lamelle aufzufassen, denn wenn dadurch auch die Abgrenzbarkeit eine bessere wird, so tut doch die Unebenheit ihrer Linie, die mitunter vor-, mitunter zurückspringt, deutlich dar, dass die Zellen durch sie nicht starr miteinander verbunden werden. Soweit festzustellen ist, zeigen alle Zellen eine derartige Membran, und an den Stellen, wo diese nicht erkannt werden kann, dürfte es auf besonderen Gründen beruhen, sei es, dass sich dort im Kanal jene krümelige Masse findet und gerade den Zellen anliegt, sei es, dass die Fixierung eine ungenügende ist. Welche Stelle der Wand man auch immer untersucht, nirgends kann man eine Abtrennung von Zellen aus dem Zellverbande erkennen oder einen Prozess finden, der auf eine Zellausstossung hindeuten würde. Die Kerne aller Zellen sind deutlich zu erkennen und in ihrer Umrandung genau festzustellen, und wenn wirklich einmal eine Zelle ein wenig mehr in das Lumen vorspringt wie die der Umgebung, dann sind dafür entweder lokale Verhältnisse (wie z. B. eine plötzliche Biegung der Zellwand) oder zufällige Umstände zur Erklärung heranzuziehen, denn wenn wirklich

eine Zelle aus der Wand ausgestossen werden soll, um sich aufzulösen, dann muss eine Änderung der äusseren Form und auch eine Veränderung am Zellkern gefunden werden.

An manchen Stellen findet sich eine deutliche Inkongruenz zwischen den beiden Seiten des Embryo, ohne dass ein entsprechender Befund an den Zellen erhoben werden kann. Da wo die Wand sehr scharfe Biegungen macht (so z. B. an einer Stelle, wo die Ampulle die Gestalt einer ganz flachen Sichel hat) und daher sehr schnell eine Änderung in der Verlaufsrichtung der Zellachsen eintreten muss, findet man mitunter keilförmige Zellen, was sich dann ganz einfach aus mechanischen Verhältnissen ergibt und keiner besonderen Erklärung benötigt. An manchen Stellen kommt der Gang der Submaxillaris in so unmittelbare Nähe des Ganges der Sublingualis, dass letzterer ersteren beeinflussen könnte, und dass die Epithelien des einen an die des anderen angrenzen, mitunter durch eine Bindegewebszelle oder durch eine Faser getrennt. Trotz der so innigen Nachbarschaft findet eine Formveränderung nicht statt (auch nicht des Ganges der Sublingualis). Dieser negative Befund ist deshalb interessant, weil er uns ungefähr zeigt, wie stark der Druck sein muss, wenn eine Veränderung der Zellform zustande kommt.

Der Teil des Ausführungsganges, der innerhalb der Kapsel verläuft, zeigt einen etwas anderen Bau, insofern hier die einzelnen Zellen eine mehr runde Form haben, die von der cylindrischen des ausserhalb gelegenen nicht unbedeutend abweicht, die Zellen sind alle ziemlich gleich und unterscheiden sich kaum voneinander. Die Wand ist 2—3 reihig, letzteres mehr in dem oberen und hinteren Teil, also näher dem Eintritt in die Kapsel. Die innere Schicht zeigt eine Begrenzungsmembran nach innen, die äussere eine nach aussen, wodurch die Gestalt und die Bedeutung der Epithelien noch mehr hervortritt. Der Kern ist rund, blasig und glashell. Es darf vielleicht hier

gleich ganz kurz bemerkt werden, dass die Zellen des Hauptganges im allgemeinen dunkler sind wie die der Nebenäste.

Dieser letzte Teil des Kanales ist angefüllt mit einer Masse, die bis zu einem gewissen Grade zellenähnlich ist, indem man feine Linien sieht, die kleine unregelmässige Felder umgrenzen. Diese Felder sind bedeutend grösser wie die Zellen der Wand, und da sie auch sonst keinerlei Struktur zeigen und keine Farbe angenommen haben, so sind sie als Kunstprodukt anzusehen. Der Kanal ist hier prall angefüllt mit Sekret, das offenbar einen bedeutenden Eiweissgehalt hat, durch die Fixierung ist dieser zum Gerinnen gebracht worden, und die entstandenen Fäden haben sich in der geschilderten Weise geordnet. Es ist durch einwandfreie experimentelle Untersuchungen festgestellt, dass eiweisshaltige Lösungen derartige Bilder beim Fixieren geben können.

Stadium XVII. (T. V.) Die Abplattung des inneren Zellkranzes an dem Hauptteil der Ampulle hat noch weitere Fortschritte gemacht, so dass jetzt vielerorts die Zellen ganz platt sind (cf. Fig. 21). Dadurch kommt der Kern häufig an die innere Begrenzung der Zelle zu liegen, ja, es kann die Deformierung sogar auf ihn übergreifen, und es kann zu einer Veränderung seiner Gestalt kommen, derart, dass die Achse des Kernes jetzt eine andere Lage annimmt, und man sieht in der Tat ganz häufig platte Kerne derart gelagert, dass die breite Seite dem Hohlraum zugekehrt ist. Ein Vorspringen des Teiles der Zelle, wo der Zellkern sich findet, scheint sich auch schon vorzubereiten, also vielleicht ein ähnlicher Prozess, wie man ihn an Endothelien zu finden gewohnt ist. Die äussere Zellreihe ist auch davon befallen worden, wenn auch der Prozess hier noch lange nicht diesen Umfang angenommen hat, und die Zellen meist nur die Form zeigen, die die Zellen der inneren Reihe bereits in einem Vorstadium erkennen liessen. An einigen Stellen scheint der Druck ein besonders bedeutender gewesen

zu sein, denn dort findet sich nur noch eine einzige Zellreihe, und auch diese Zellen sind alle ganz flach mit platten langgestreckten Kernen. Auf eine andere Weise als durch Druck kann die eine Zellage wohl kaum verschwunden sein, denn für

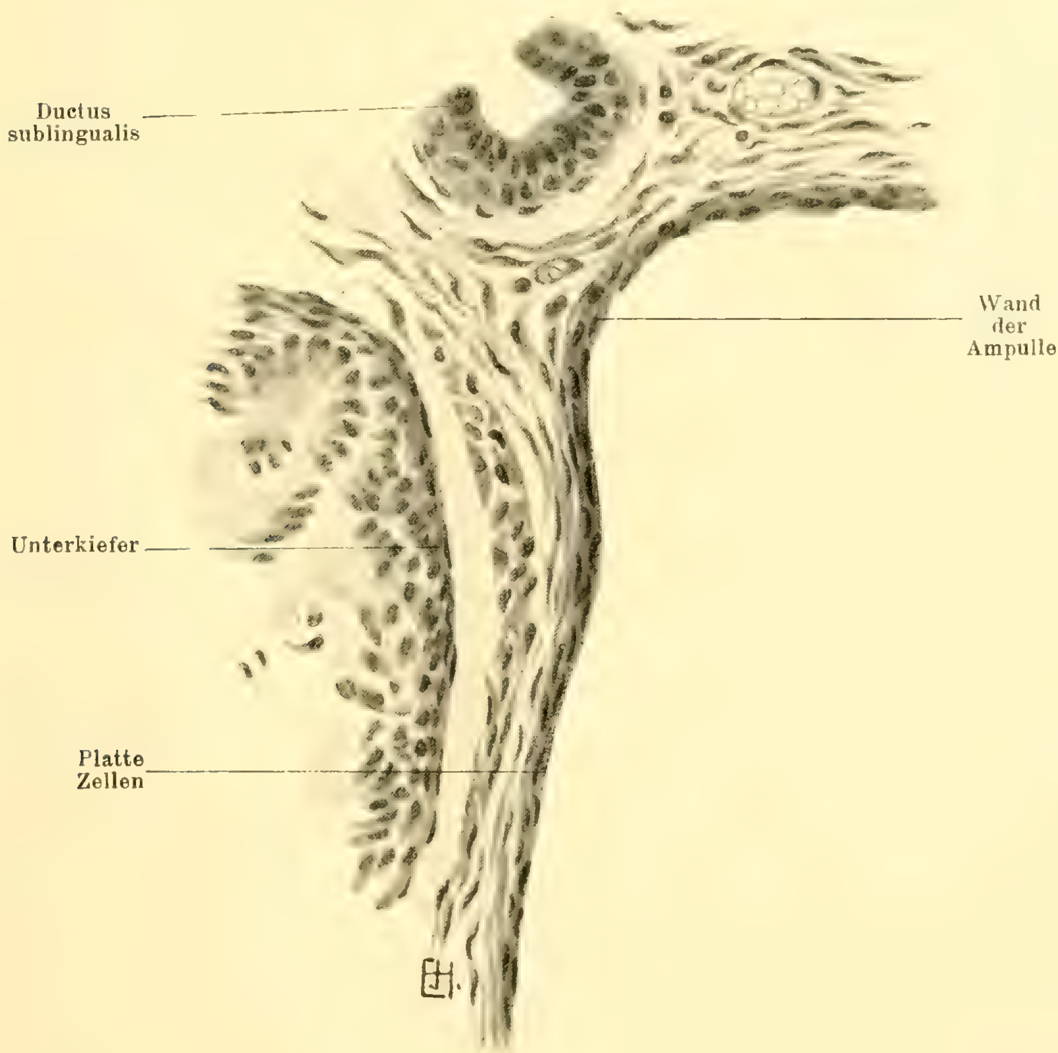



Fig. 21.

die Annahme, dass die innere Zellage aufgelöst worden sei, ist kein Anhaltspunkt zu finden.

Da wo die Ampullen eine bedeutende Ausdehnung erlangt haben, stossen die der beiden Seiten annähernd in der Mittellinie zusammen und kommen hier so eng an-

einander, dass oft nur ganz wenig Bindegewebe dazwischen Platz findet, trotz alledem kann eine gegenseitige Beeinflussung nicht gefunden werden. Nach dem Ende der Ampulle zu tritt dann wieder eine zweite Epithellage auf, gleichzeitig damit verschwindet dann auch die ausgesprochene platte Zellform und es tritt die ehemals allgemein übliche wieder in ihr Recht. Nun nimmt das Lumen ganz allmählich ab, und indem der Gang zur Seite biegt, erlangt er langsam seine normalen Dimensionen. Aber auch jetzt besteht die Wand nur aus zwei Zellagen, und nicht mehr wie ehedem aus drei. Wenn oben gegen die Annahme eines erhöhten Innendruckes die Dreischichtigkeit des Ganges ins Feld geführt wurde, so muss jetzt, nachdem die Dreischichtigkeit durchgehends durch eine Zweischichtigkeit ersetzt ist und stellenweise sogar nur eine Einschichtigkeit besteht, dieser Einwand als nicht allzu bedeutend aufgefasst werden und gerade dies als ein Beweis für die Annahme eines erhöhten Innendruckes angesehen werden. Nur ein kleiner Teil des Ganges, der tief in die Muskulatur eingebettet ist, scheint noch stellenweise eine dritte Zellage zu besitzen; das kann aber das allgemeine Prinzip nicht ändern. Sobald der hintere Rand des Mylohyoideus erreicht ist, nimmt die Zelle einen primitiveren Charakter an, sie erscheint zunächst runder, die frühere Differenzierung fällt fort. Gleichzeitig nimmt auch der Gang als Ganzes eine runde Form an. Das alles macht den Eindruck, als ob sowohl die äussere Form des Ganges, wie auch die Form der Zellen, die offenbar beide in einem bestimmten Abhängigkeitsverhältnis voneinander stehen, bedingt gewesen ist durch Druckverhältnisse der Umgebung, denn mit dem Moment, wo der hintere Rand des Mylohyoideus erreicht war und nun die Umgebung keinen Druck mehr ausüben konnte (denn in den Muskelinterstitien war das wohl möglich), treten wieder primitive Verhältnisse ein. Hier findet man dann auch wieder Drei-

schichtigkeit des Ganges, die allerdings mit dem Momente, wo der Gang die Kapsel betritt, Zweischichtigkeit wird.

Seitenäste und Endkolben. Stadium IV. (Max I.) Erst im IV. Stadium ist die Verzweigung der Drüse soweit gediehen, dass man die entstandenen Seitenbildungen nicht mehr einfach zum Hauptstamm rechnen kann, sondern als solche eigener Art anerkennen muss. Wirkliche Endknospen sind noch nicht vorhanden, denn für diese ist es charakteristisch, dass sie mindestens als halbkugelige Vorwölbungen durch einen schmalen Halsteil mit dem Hauptgang im Zusammenhang stehen. Sobald die Verzweigung soweit gediehen ist, wird wohl niemand mehr zweifeln, dass man es mit abgeschlossenen Knospungszentren zu tun hat, schwerer wird es, wenn, wie in diesem Stadium, erst Vorwölbungen und Ausbuchtungen vorhanden sind, die noch ganz breit mit dem Hauptgange im Zusammenhange stehen, wie das aus dem Wachsplattenmodell hervorgeht; freilich hat das dann auch den Vorteil, dass man die ersten Anfänge der Umgruppierung der Zellen erkennen kann, ein Prozess, der sich ja dann immer wieder von neuem anbahnen muss, so oft es sich darum handelt, dass an einer Stelle eine Endknospe entstehen soll oder ein neu zu bildender Seitenast seine Abtrennung findet. Jetzt kann man den Prozess im allgemeinen leicht erkennen, denn die Zellen sind ziemlich zart und Einflüsse der Nachbarorgane noch lange nicht in dem Masse wirksam, wie das später der Fall wird, wenn in der Umgebung der einzelnen Endknospen immer neue Bildungen teils gewebefremder, teils gewebegleicher Art auftauchen. Das Bindegewebspolster, in das hinein die Entwickelung stattfindet, darf in dieser Beziehung nicht allzu hoch bewertet werden, da es ja mehr eine passive als eine aktive Rolle zu spielen bestimmt ist. In einem Schnitte, der zwei Endkolbenanfänge nebeneinander zeigt, kann man nun folgendes feststellen: Zu äusserst an der Peripherie des ganzen Gebildes

findet eine Verdichtung der Zellagerung statt, d. h. nach der Mitte zu hat das Ganze ein loseres Gefüge als am Rande. Daraus ergibt sich denn mit Notwendigkeit auch ein verschiedenes Verhalten der Zellen, insofern die inneren mehr rund, mehr blasig sind, die äusseren aber eine cylindrische Form erkennen lassen. Der Übergang der einen Zellform in die andere ist ein ziemlich plötzlicher, insofern fast alle Zellen rund sind und nur der äusserste Kranz cylindrisch gestaltet ist, aber nicht an allen Stellen kann das in gleich deutlicher Weise gesehen werden, denn an den Seiten, besonders da, wo die Abgangsstellen benachbarter Vorbuckelungen einander nahe kommen, findet man die Cylinderform nicht so ausgeprägt, am deutlichsten fraglos an den Stellen, die am meisten terminal liegen. Alles was nun innerhalb dieses Kranzes gelegen ist, zeigt eine runde, blasige Zellform, und wenn nun einige Zellen grösser, andere kleiner erscheinen, und wenn mitunter eine längliche gefunden wird, dann macht das in bezug auf die Beurteilung gar keinen Unterschied. Die Zellen der Randzonen haben ihre Form aus mechanischen Gründen erhalten und sind hervorgegangen aus solch primitiven Zellen, wie sie der Innenteil der Vorbuckelung zeigt. Das kann man sagen, ohne fürchten zu müssen, sich allzusehr auf das unsichere Gebiet der Hypothese zu begeben, denn einmal spricht dafür, dass die Zellveränderung besonders an den Stellen gefunden wird (oder wenigstens deutlicher ist), wo die Gebilde in die Tiefe dringen müssen, zum anderen aber auch die Analogie mit Befunden an anderen Stellen des Epithels. Die Kerne in der Mitte wie auch am Rande zeigen vielfach Kernteilungsfiguren, ein Ausdruck dessen, dass an dieser Stelle ein bedeutendes Wachstumszentrum angenommen werden muss. Da die Zellen der Randzone nicht mehr, vielleicht sogar weniger Kernteilungsfiguren zeigen, wie die der Mittelzone, so kann man wohl glauben, dass die Randpartie teils auf dem Wege der Zell-

vermehrung, also durch aktives Wachstum, teils einfach mechanisch durch den Druck der neu entstandenen Zellen des Innenteiles, also passiv weiter terminal verlagert wird, ein Umstand, der natürlich auch auf die Form der Zellen einwirken muss.

Man ist versucht anzunehmen, dass diese Zweischichtigkeit der Vorbuckelung im Zusammenhang stünde mit dem Aufbau der Wand von Seitenästen des Ausführungsganges, mit anderen Worten, dass aus der jetzigen Endknospe demnächst ein Stück des ausführenden Systems werden wird. Wenn man aber bedenkt, dass hier dauernd zwei Prozesse nebeneinander herlaufen, dass sowohl eine Zellvermehrung wie auch eine Zellverschiebung stattfindet, dann wird klar, dass man keine Schlüsse ziehen darf auf Gebilde, die aus diesen Zellen hervorgehen könnten, und es will nur so viel zulässig erscheinen, dass man annehmen kann, die jetzt hier befindlichen Zellen tragen den Keim für die Endknospen und für Teile des ausführenden Systems (nämlich die Seitenteile des Hauptganges) in sich.

Die einzelnen Zellen sind blasig, durchscheinend und nehmen die Farbe ziemlich gut an. Gegen die Zellen des umliegenden Bindegewebes ist die Abgrenzung leicht, teils wegen der primitiven Gestalt der Zellen dieses gegenüber der einseitig veränderten Zellform der Randzone, teils auch wegen der anderen Lagerung der Bindegewebszellen.

Stadium V. (Haenlein.) Bis zum nächsten Stadium sind die Vorbuckelungen schon fraglos deutlicher geworden, und man kann sie auch als Endknospen anerkennen, wenn freilich auch die Trennung von dem Hauptstamm noch nicht ganz durchgeführt ist und der Zusammenhang zwischen beiden Gebilden noch relativ breit ist. An manchen Stellen aber beginnt die Einschnürung ziemlich tief einzudringen, und es geht daraus hervor, dass sich unterhalb der Endknospe ein Hals-

teil auszubilden beginnt. An solchen Stellen, wo man also die Endknospen im Längsschnitt vor sich hat, kann man ganz gut erkennen, wie die Randzone des Hauptganges sich auf den Halsteil und dann auf die Endknospen fortsetzt und so eine dem ganzen Gebilde zukommende Aussenschicht darstellt (cf. Fig. 22). Der Übergang ist ein ganz allmählicher, so dass man



Fig. 22.

aus den feineren Verhältnissen der Zellen nicht die Grenze ziehen kann zwischen Hauptgang, sich bildenden Halsteilen und Endknospe. Innerhalb der Randzone findet sich jetzt, wie auch im Stadium zuvor, eine losere Zellmasse, die aber nun auch nicht mehr ganz einheitlich ist, sondern nach dem Zentrum zu allmählich an Festigkeit einbüsst, was sich einmal dadurch bekundet, dass die Zellen immer loser liegen, und dann auch dadurch klar wird, dass die Zellen hier eine fast vollständig

runde Form haben. Da, wo zwei Endknospen dicht nebeneinander entspringen und so zum Teil auf einem gemeinsamen Halse aufsitzen, gehen die beiden Aussenreihen unter einer scharfen Abbiegung ineinander über. Die auffallend lose Lagerung im Innern der Endknospen kann man vielleicht mit einer späteren Lumenbildung in Zusammenhang bringen, es könnte aber auch ein zufälliger Befund sein, oder der Ausdruck dessen, dass das Wachstum der inneren Teile nicht so schnell verläuft, wie das der äusseren Reihe; damit steht die gepresste Lagerung der Zellen des äusseren Kranzes nicht im Widerspruch, denn die Abnahme der Festigkeit ist eine ganz allmähliche, und es finden sich noch immerhin mehrere Reihen ziemlich eng gelagerter Zellen dazwischen. Über die Gestalt des Kernes kann nur wenig Genaues gesagt werden, denn zum mindesten die Mehrzahl derselben befindet sich in irgend einer Phase der Teilung, also ein Zeichen dafür, dass hier ein bedeutendes Wachstum stattfinden muss. Die Färbbarkeit der Zellen ist durchgehends eine gute und daher sind sie auch relativ leicht gegen das Bindegewebe der Umgebung abzugrenzen, wenn freilich auch eine trennende Membran nicht gefunden werden kann. Die Gestalt der zunächst liegenden Bindegewebszellen ist eine etwas flachere, weiterhin allerdings wird auch diese Zellart mehr rund.

Das Querschnittsbild der Endknospen ist dem eben geschilderten fast ganz gleich, und man kann mitunter eben nur aus dem Schnittbilde als solchem erkennen, ob ein Längsschnitt oder ein Querschnitt vorliegt. Diese Konstanz des mikroskopischen Bildes findet sich auch da, wo zwei Endknospen sich einander ganz nahe kommen, sich fast berühren und sich gegenseitig abplatten. Selbst an diesen Punkten kann keine andere Form der Zellen, als wie sie eben geschildert worden ist, gefunden werden.

In Schnitten, die den grössten Teil des Ganges und alle

in derselben Ebene gelegenen Teile der Endkolben zeigen, kann man erkennen, dass die innerhalb der Randzone befindliche Zellmasse einen zusammenhängenden Stock bildet, und dass an keinem Punkte ein Abweichen gefunden werden kann. Diese gleichmässige Struktur des Ganzen tut dar, dass es sich trotz der Bildung von Endknospen immer noch um ein in allen Teilen ziemlich homogenes Organ handelt, und dass die äussere Gliederung des Ganges als solche noch keine Differenzierung der einzelnen Zellen zustande gebracht hat, die auf eine physiologische Ungleichheit schliessen liesse. Daher muss man denn auch mit der Deutung, was aus den einzelnen Abschnitten wird, oder besser gesagt aus den dort befindlichen Zellen, äusserste Vorsicht walten lassen.

Stadium VI. (Alex.) Die Halsteile haben sich nun noch besser herausgebildet, und damit tritt die Endknospe immer mehr in Erscheinung, ihre Selbständigkeit gewinnt, insofern sie ein abgeschlossenes Gebilde wird. Mit dieser rein äusseren Selbständigkeit braucht nun keine einseitige Differenzierung der Zellen als Einzelindividuum verbunden zu sein (wie das oben gezeigt werden konnte), es kann sich derselbe primitive Charakter an allen Stellen der Gesamtanlage finden. Auf annähernd einem solchen Stadium steht auch das vorliegende Präparat: die schöne gleichmässige Anordnung der Zellen der äusseren Schicht, die oben geschildert werden konnte, ist nicht mehr so deutlich, und nur noch an den Stellen, wo der Halsteil direkt in den Hauptstamm übergeht, findet man auch jetzt wieder die Aufreihung der Cylinderzellen am Rande. Wenn man eine Endknospe, die eine Aussenzone zeigt, vergleicht mit einer anderen, der eine solche mangelt, dann kann man noch einen weiteren Unterschied finden, die Knospen nämlich, die einer solchen Aussenzone entbehren, zeigen einen durch und durch homogenen Aufbau, alle Zellen sind einander gleich, oder doch fast einander gleich, es finden sich nur ganz

unbedeutende Unterschiede in bezug auf Form und Umfang, und was zu beachten ist, die Zellagerung ist überall die nämliche, so dass ein Loserwerden nach dem Zentrum zu nicht gefunden werden kann. Im Gegensatz dazu zeigen die Endknospen mit gepresster Aussenzone (wenn dieser Ausdruck erlaubt sein soll) die oben beschriebene Auflockerung nach der Mitte. Warum nun diese Differenz der Bildung eintritt, weswegen die einen Endkolben eine Aussenzone zeigen und die anderen nicht, kann nicht entschieden werden, auch das Bindegewebe, das uns ja einen gewissen Anhalt über die Druckverhältnisse gibt, kann zur Lösung der Frage kaum beitragen, denn um die Endknospen beider Art findet man konzentrisch geordnete Züge von Bindegewebszellen, ein Bild, das durch das Eindringen der Knospen in das Bindegewebe zustande kommt. Es scheint, dass die Bildung nicht überall gleich stark ist, aber in einem bestimmten Verhältnis steht zur Grösse und zum Umfange der Endknospe, und wahrscheinlich auch zur Geschwindigkeit, mit der die Endknospe in das darum gelegene Bindegewebe eindringt. An einer Stelle, da, wo die Kompression stark zu sein scheint, weil die Elemente des Bindegewebes zwischen den Epithelien und dem Rande der Kapsel zusammengedrängt werden, findet sich eine deutliche Membran, die die Epithelzellen gegen die Zellen des Bindegewebes abgrenzt. Dem Umstande, dass dies gerade an einer Stelle gefunden werden kann, wo Epithelien und Bindegewebe sehr enge mechanische Beziehungen zueinander unterhalten, ist eine gewisse Bedeutung nicht abzusprechen, insofern man diesen Befund mit der Annahme der Autoren in Einklang bringen kann, dass die Basalmembran der Epithelien nicht eine verdichtete Aussenschicht der Epithelien selbst sei, sondern durch die Aneinanderlagerung von vielen einzelnen ganz feinen Bindegewebsfasern zustande gekommen ist. In dieser Beziehung ist die Basalmembran eine ganz andere Bildung wie die epizelluläre Membran der das

Lumen der Ausführwege auskleidenden Epithelzellen. Diese Basalmembran — ganz gleich, welcher Herkunft sie nun sein mag — ist insofern für unsere Zwecke von Bedeutung, weil sie uns eine ganz bestimmte Grenze zwischen Epithelien und Bindegewebe zu ziehen erlaubt.

Die Zahl der Kernteilungsfiguren hat vielleicht absolut zugenommen; denn wenn man auch auf der Einheit der Fläche jetzt nicht so viele findet wie früher, dann kommt es daher, dass die Zahl derselben relativ im Verhältnis zu der Gesamtzahl aller vorhandenen Epithelzellen annähernd dieselbe geblieben ist. An dem in die Tiefe dringenden Teile der Endknospen ist die Zahl der Kernteilungsfiguren nicht bedeutender wie an anderen Stellen der Anlage, woraus hervorgeht, dass das Eindringen in die Tiefe und die immer mehr zu beobachtende Verlagerung des Ganzen auf zwei Arten zustande kommt, einmal durch direktes Wachstum der Spitzen der Endknospen, dann aber auch indirekt infolge Verschiebung wegen des Wachstums der mehr oral gelegenen Stellen. Es handelt sich demnach hier um einen ganz ähnlichen Prozess, wie er oben für den Ausführungsgang festgestellt werden konnte. Infolgedessen müssen die Endknospen sich langsam zu Schläuchen resp. Gängen auswachsen. Eine ähnliche Überlegung konnte seinerzeit für das Schwein auf Grund der Präparate gemacht werden. „Aus[1]) dem Verhalten der einzelnen zelligen Elemente soll nun nicht etwa gefolgert werden, dass das Wachstum der Drüse abhängig ist von der Tätigkeit der äussersten Zellen, vielmehr ist die Sache wohl so zu denken, da alle Zellen der gesamten Anlage sich daran beteiligen, und indem diese ebenso wie die Elemente des umliegenden Bindegewebes wachsen, wird das relative Lageverhältnis der einzelnen Teile zueinander mehr oder weniger bewahrt, den äussersten Ele-

[1]) cf. Nr. 42. S. 44. Z. 13 v. o.

menten der Endknospen jedoch kommt es zu, den Weg zu finden und anzubahnen. Dieses Verhalten scheint ausser für die Submaxillaris auch für die anderen Speicheldrüsen zu gelten.“ Da, wo man gerade von distal her auf den obersten Teil einer Endknospe sieht, kann man ein etwas unregelmässiges Konglomerat von Zellen finden, eine Differenzierung kann hier, da man in der Aufsicht auf den Zellhaufen blickt, nicht gefunden werden, das ganze Bild erinnert ein wenig an eine Maulbeere, die man von der Spitze her betrachtet, wo die einzelnen Körnchen ja auch nicht immer ganz gleichmässig liegen.

Stadium VII. (Hahn.) Inzwischen ist es nun zur Ausbildung eines allerdings noch ziemlich einfachen Drüsenkörpers gekommen, doch kann man schon Seitenäste des Ausführganges erkennen und in jeder Beziehung deutlich von ihm trennen. Diese Seitenäste bilden den Übergang und das Vermittlungsstück zwischen dem Ausführgang und den Endknospen und sind zum Teil aus jenem, zum Teil auch aus den Endkolben hervorgegangen. Dafür spricht auch die Anordnung der Zellen dieser Seitenäste, die zum Teil noch eine ganz deutliche Schichtung erkennen lassen, insofern man eine Randzone mit allerdings nur einigermassen gleichmässig gelagerten Zellen erkennen und trennen kann von der Innenmasse, die keinerlei Anordnungsprinzip verrät. Je mehr man sich aber von dem Stamm des Ausführungsganges nach den Endkolben zu entfernt, um so gleichmässiger wird das ganze Gebilde, um so mehr schwindet die Anordnung der Aussenzone, bis sie schliesslich kurz vor dem Übergang in den Endkolben ganz aufhört. Irgend ein Prinzip, nach dem die Zellen hier geordnet sein könnten, lässt sich nicht nachweisen, sie liegen ganz regellos, wie ein Haufen hingeworfener Körperchen wirr durcheinander. Mitunter kommt man in die Versuchung, ein Prinzip zu sehen, weil einige Zellen in einer Reihe liegen, oder viel-

leicht eine Andeutung einer konzentrischen Anordnung zu sehen ist, doch muss man sich hier vor Irrtümern hüten, weil man in der Hoffnung, etwas zu finden, nur zu leicht etwas sieht, wo nichts ist.

Die anfänglich deutliche Differenzierung in zwei voneinander zu trennende Schichten, die später verschwindet, findet sich auch bei anderen Tieren. „Wenn[1]) in früheren Stadien die Randzellen mehr länglich gefunden wurden, und in den späteren Stadien in den Endknospen dies nicht in dem Masse beobachtet wird, so deutet das wohl darauf hin, dass die anfänglich angedeutete Differenzierung sich auf Punkte beschränkt hat, . . . .“ Es scheint sich demnach um eine ganz allgemeine Regel zu handeln, und es spricht das auch wieder für die Gleichheit der Entwickelung entsprechender Organe verschiedener Tiere, die selbst so weit geht, dass nicht nur dauernde Erwerbungen gleichartig gewonnen werden, sondern auch unbedeutende Zustände transitorischer Art in gleicher Weise zur Beobachtung kommen.

Einen Grund, der das Verschwinden der Differenzierung hinreichend erklären könnte, bin ich anzugeben nicht imstande, und nur so viel ist als sicher anzusehen, dass es Gründe tieferer Natur haben muss, denn einfache Druckverhältnisse dürften zur Erklärung kaum ausreichen, weil die Anzahl der um das Ende der Epithelknospen befindlichen konzentrischen Bindegewebsreihen gegen früher nicht geringer geworden ist. Dieser Befund kann an der Mehrzahl der Endknospen und der dazu gehörigen Teile des ausführenden Systems gemacht werden. An einigen dieser Seitenäste finden sich aber abweichende Verhältnisse, auf die mit einem Worte eingegangen werden soll. Kurz vor der Stelle, wo der betreffende Ast in den Endkolben übergeht, findet sich in ihm ein Lumen, das

[1]) cf. Nr. 42. S. 39. Z. 10 v. u.

allerdings nur über 6—8 Zellen verfolgt werden kann, das aber dennoch als ein wirkliches Lumen anerkannt werden muss, weil es in der Mitte des Gebildes gefunden wurde, weil ferner die Begrenzungslinie eine glatte ist und nicht Zellen der einen oder der anderen Seite in das Lumen vorspringen, und dann auch, weil sich eine begrenzende Membran findet. Im Zusammenhang mit dieser Bildung steht es dann wohl, dass hier eine bessere Anordnung der Zellen erkannt werden kann, in dem Sinne nämlich, dass die Wand des Kanales aus zwei Zellreihen besteht, die eine einigermassen genaue Anordnung der einzelnen Elemente aufweisen. Eine besondere Formveränderung der Zellen kann nicht gefunden werden.

Die einzelnen Lumina stehen nicht untereinander in Verbindung, und es geht aus diesem Befunde wieder deutlich hervor, dass die ganze Lumenbildung kein einheitlicher Prozess ist, nicht an einer, sondern an mehreren Stellen beginnt und dabei doch in einem gewissen Zusammenhange mit der Form der die Wand bildenden Zellen steht.

Besondere Wachstumszentren können nicht gefunden werden, es muss also wohl an allen Stellen der ganzen Bildung eine ziemlich rege Zellvermehrung bestehen, und man kann wohl annehmen, dass die einzelnen Teile (da durch die Entstehung von Lumina an ganz terminalen Stellen eine Differenz dieser geschaffen ist) von nun an sich nur in einer — gerade für diese Stelle — charakteristischen Art vermehren, wenn wir das auch an den Zellen selbst nicht zu finden imstande sind, in dem Sinne nämlich, dass die Stellen, die bereits ein Lumen zeigen, oder zentral davon gelegen sind, immer nur Zellen für das ausführende System bilden, während die terminal gelegenen Zellen nur solche für die sezernierenden Abschnitte (Endstücke) und vielleicht auch für die neu zu schaffenden Abschnitte des ausführenden Systems bilden. Die einzelnen Zellen sind nicht mehr so glasig wie zuvor und unter-

scheiden sich durch ihre dunklere Färbung, die sie angenommen haben, ganz gut von dem Bindegewebe der Umgebung.

Stadium VIII. (Karl a.) Die Verzweigung der Drüse macht weitere Fortschritte, und damit hängt es dann auch zusammen, dass immer bedeutendere Teile des ausführenden Systems ein Lumen erhalten, so findet man z. B. jetzt an einem aus dem Hauptast entspringenden Seitenast einen längeren Kanal, also zum Teil an Stellen, wo zuvor ein Lumen noch nicht gesehen werden konnte. Hier findet sich die Wand zusammengesetzt aus zwei Reihen von Zellen, deren einzelne Glieder einander ganz ähnlich sind, und man kann nicht sagen, dass die eine etwas anders gebaut sei wie die andere, vielleicht, dass in der inneren Reihe die Zellen ein wenig enger liegen; gross kann der Unterschied aber auf keinen Fall sein. Die innere und die äussere Lage der Zellen dieses Abschnittes geht ohne besondere Grenze über in die entsprechende des Hauptganges, es ändert sich dabei auch kaum der Charakter der Zellen, das Aussehen, die Anordnung, die Gestalt und die Färbbarkeit ist an beiden Punkten fast die nämliche. Um einen scharfen Knick zu vermeiden, der dem Abfluss des Sekretes hinderlich wäre, geht die innere Zellreihe im Bogen dahin und damit auch die ihr anliegende äussere, bei der das Verlaufen im Bogen nicht so gut gesehen werden kann. Wenn man nun aber diesen Kanal ein Stückchen weiter terminal verfolgt, dann kann man beobachten, dass die Zellen der inneren Reihe bald ein anderes Bild zeigen wie die der äusseren, insofern nämlich, weil erstere jetzt mehr gepresst liegen und demzufolge eine längliche Gestalt aufweisen; die Zellen ordnen sich nun langsam so, dass ihre grosse Achse ziemlich genau senkrecht steht auf der Längsachse des Hohlraumes. Die äussere Zellreihe zeigt ein durchaus anderes Verhalten, insofern hier die Zellen primitiv sind, keine einseitige Differenzierung zeigen und demnach auch keine Längsachse er-

kennen lassen können, die als Orientierungsmassstab für die Lagerung der Zellen dienen würde. Es kommt also ein nicht unwesentlicher Punkt hinzu, dass die Färbbarkeit der inneren Zellreihe jetzt eine andere ist wie die der äusseren, denn erstere hat einen viel dunkleren Ton angenommen. Aus diesem ganzen Befunde geht wohl deutlich hervor, dass von nun an beide Zellreihen eine verschiedene Entwickelung einschlagen, die fraglos mit der spezifischen Funktion der höheren Teile des ausführenden Systems in Zusammenhang steht. Je weiter terminal man kommt, um so unbedeutender wird die äussere Zellreihe, während die innere ihren speziellen Charakter bewahrt. Das Lumen, das etwa die halbe Breite einer Zelle zeigt, wird langsam kleiner, und noch vor Erreichen des Endkolbens ist es ganz verschwunden. Kurz bevor das eintritt, findet man nur noch eine Zellreihe, die die Wand bildet, und auch nachdem das Lumen verschwunden ist kann man einen ähnlichen Befund erhalten, denn die noch unkanalisierte solide kurze Strecke bis zum Endkolben besteht überhaupt nur noch aus zwei Zellreihen, so dass also, wenn der Kanalisierungsprozess dereinst auch diese Stelle ergreift, die Wand nur aus einer Zellreihe bestehen kann. Aus dem Befunde ergibt sich, dass wir hier an einer Stelle sind, aus der einst vermutlich ein Schaltstück wird, das ja aus nur einer Reihe von Wandzellen besteht; dass jetzt die Zellen noch nicht die kubische Gestalt haben, ist ohne Belang. An einigen Stellen kann der Übergang des zweischichtigen Teiles in den einschichtigen Rest gut erkannt werden, nämlich dann, wenn beide zusammenhängend im Längsschnitt getroffen sind, und hier kann man dann auch erkennen, dass mit dem Momente, wo die äussere Schicht verschwindet, die Zellen flacher werden und zugleich eine hellere Farbe annehmen, die der der Endkolben viel ähnlicher ist als den Zellen des Abschnittes, die aus zwei Zellreihen bestehen. Wir finden demnach hier Verhältnisse, die, wenn

auch den bleibenden noch nicht ganz gleich, ihnen denn doch in vieler Beziehung ganz ähnlich sind, und im allgemeinen ganz leicht auf die bleibenden bezogen werden können.

Diesen relativ bedeutenden Fortschritten des ausführenden Systems steht in bezug auf die Endknospen eigentlich ein ziemlicher Stillstand gegenüber, denn an diesen Gebilden kann im Verhältnis zum Vorstadium eine wirkliche Weiterentwickelung nicht gefunden werden, die Zahl der Endkolben ist vermehrt, auch sind manche unter ihnen ein wenig grösser als zuvor, aber hinsichtlich des feineren Aufbaues kann nur erkannt werden, dass die Zellen ganz lose liegen, keinerlei Prinzip einer Ordnung zeigen und alle in bezug auf Form, Färbbarkeit usf. als untereinander gleichwertig anzusehen sind. Selbst da, wo von einer Knospe sich eine neue abzuzweigen beginnt, kann man mit Ausnahme der Einkerbung des Randes nichts Besonderes finden, nicht einmal eine bedeutendere Zahl von Kernteilungsfiguren deutet an, dass hier ein neuer Seitenast entstehen soll.

Stadium IX. (Otto.) Obwohl in bezug auf die äussere Gliederung der Drüse Fortschritte gemacht sind, so kann im feineren Aufbau eigentlich kaum eine Neuerwerbung verzeichnet werden, wenigstens nicht, soweit es sich um Seitenäste des Hauptganges und um Endknospen handelt. Dass die Teile, die zu Schaltstücken werden sollen, sich ein wenig mehr herausgebildet haben, dass sie vielleicht, wenn auch nur stellenweise, etwas an Länge zugenommen haben, erscheint kaum besonders beachtenswert, eine Weiterentwickelung an diesen Zellen kann nicht erkannt werden; dasselbe gilt auch für die Endkolben. Es scheint demnach in bezug auf das feinere Verhalten der einzelnen Zellen jetzt zu einem gewissen Stillstand gekommen zu sein, der eben mit dem Punkte eintritt, wo eine Differenzierung der einzelnen Teile des ausführenden Systems stattfindet, ein Prozess, der später die wohl charakte-

risierten Abschnitte des Gangsystems entstehen lässt. Wenn nun die Endknospen trotz alledem noch ein ganz primitives Verhalten zeigen, dann geht eben daraus hervor, dass diese am weiteren Wachstum ganz besonders beteiligt sein werden. Trotz des nun langsam zunehmenden Raummangels kommen (nur an relativ wenigen Stellen) Epithelialgebilde einander nahe, und selbst wenn das der Fall ist, und wenn sogar dadurch eine Abplattung der äusseren Form der Endkolben zustande gekommen ist, dann führt das noch nicht zu einer charakteristischen Veränderung der Zellform. Es ergibt sich daraus, dass der Druck, den die einzelne Zelle zur Aufgabe ihrer Grundform und zur Annahme einer neuen notwendig braucht, offenbar ein bedeutender sein muss.

Stadium X. (Wilhelm.) Trotz der weiteren Entwickelung der Gänge als Ganzes macht die Drüse keine Fortschritte in bezug auf den feineren Aufbau. Zwar zeigen die Teile des ausführenden Systems, aus denen sich die Schaltstücke bilden, eine etwas flachere Form der Zellen wie zuvor, doch ist der Unterschied nicht bedeutend und auf keinen Fall ganz allgemein für alle Abschnitte durchgeführt. Es ist im Wesentlichen nur zu einer Vermehrung der Endkolben und einer gruppenweisen Anordnung dieser gekommen. So findet man denn auch jetzt, dass einige, mitunter sogar ziemlich viele Endkolben zusammenstossen und dadurch erkennen lassen, dass sie dereinst ihr Sekret in einen gemeinsamen Teil des ausführenden Systems entsenden wollen. Die spätere Entwickelung kann aber dennoch manche Änderung bringen, indem durch weitere Zellvermehrung die jetzt einander benachbarten Endkolben räumlich getrennt werden, und ausserdem noch neue entstehen.

Die an die Endstücke sich ansetzenden Schaltstücke sind freilich relativ kurz, ein Zustand, der bereits ganz den bleibenden Verhältnissen entspricht. Wenn man nun einen solchen Teil des ausführenden Systems im Querschnitt untersucht, dann

findet man, dass er ganz rund ist, und er kann deutlich — wegen seiner Masse — gegen ähnliche Querschnitte anderer Teile des ausführenden Systems abgegrenzt werden. Dabei zeigt es sich denn, dass vielfach an diesen Stellen ein Lumen besteht, wenn es in der Regel auch nur sehr unbedeutend ist und eben gerade erkannt werden kann. Andere Teile des ausführenden Systems zeigen ein anderes Verhalten der Rohrwand, und ganz besonders kann man den Umstand zur Erkennung mit verwerten, dass nur e i n e Reihe von Zellen die Wand zusammensetzt. Diese Einschichtigkeit ist wohl nicht an allen Stellen durchgeführt, denn man sieht, dass mitunter an die Endstücke direkt ein Gang ansetzt, der aus zwei Reihen von Zellen zusammengesetzt ist. Man kann das vielleicht so erklären, dass an diesen Stellen die Differenzierung noch nicht so weit vorangeschritten ist, mit anderen Worten, dass das Schaltstück erst durch weiteres Wachstum der Endknospe gebildet werden soll.

S t a d i u m XI. (F. W.) Inzwischen ist nun die Läppchenbildung so deutlich geworden, dass man die einzelnen mehr oder weniger eng beieinander liegenden Epithelteile in Bezirke einteilen kann, die eben durch die Läppchengrenzen gegeben sind. Dadurch ist man dann in der Lage, genau die Epithelzüge vom Hauptausführungsgang an bis zu den Endknospen hin zu verfolgen, und das zwar zu einer Zeit, wo die einzelnen Teile noch einigermassen weit auseinander liegen. Der Endteil des Ausführungsganges gibt einige Seitenäste ab, und nachdem er das getan hat, besteht seine Wand aus 2—3 Reihen von Zellen, die so eng aneinander gepresst sind, dass alle ausgesprochen längliche Form haben und viele sogar keilförmig sind. Daher kommt es denn auch, dass eine einzelne Zelle bald die ganze Wand durchsetzt, und von der inneren Oberfläche des Kanales bis zur äusseren Umrandung, also durch die ganze Breite der Kanalwand, hindurchreicht, bald so schnell

spitz zuläuft, dass das Ende umfasst resp. flankiert wird von zwei Zellen, die auch eine Keilform haben, aber gerade im umgekehrten Sinne. Das ist denn auch der Grund, warum man bald zwei, bald drei Kerne mehr oder weniger gerade hintereinander liegen sieht. Nach innen zu ist die Umgrenzung der Zellen deutlich, bedingt durch eine epizelluläre Membran, weniger gut ist die Abgrenzung nach dem Bindegewebe zu, wo sich freilich auch eine trennende Schicht, eine Basalmembran findet. Je weiter terminal man den Gang verfolgt, um so enger wird das Lumen und gleichzeitig wird die Zellform eine mehr quadratische, offenbar ein Zeichen, dass hier andere Druckverhältnisse herrschen. Das wird besonders dann deutlich, wenn noch einige Seitenäste abgezweigt worden sind, und schliesslich ändert sich die Wandstruktur so weit, dass man daraus erkennen kann, dass man sich in einem Schaltstück befindet. Der an das Schaltstück sich oral ansetzende Teil des ausführenden Systems muss eine Vorstufe der Sekretröhre werden, doch ist die an ihm dereinst auftretende Streifung noch nicht zu finden. Die Zellen des Schaltstückes sind jetzt alle gleichmässig gebaut und lassen einen schönen blasigen Kern erkennen. Die Gestalt der einzelnen Zellen an dieser Stelle ist kubisch oder noch ein wenig flacher.

Man kann das Lumen jetzt bis in das Endstück hinein verfolgen, hier sind die Zellen noch relativ wenig differenziert, sie liegen als lose Haufen, und zwar noch nicht um einen Mittelkanal gruppiert. Den Endknospen liegen mitunter Haufen von Zellen an, die man vielleicht als Vorläufer Gianuzzischer Halbmonde ansehen kann. Die Endkolben sind sonst im allgemeinen von kleinerem Durchmesser als in früheren Stadien, vielleicht dadurch bedingt, dass die Zahl der Zellen, die im Querschnitt gesehen werden kann, geringer geworden ist als zuvor. Mitunter zeigen die Endknospen nicht mehr die schöne Form früherer Zeiten, sie wachsen eben langsam

zu Endstücken aus, als welche sie eine wechselnde Gestalt haben, die mitunter durch Vorsprünge verschiedener Art eine recht unregelmässige wird. Hiermit hängt wohl auch die Verringerung des Querschnittbildes zusammen. In manchen Endstücken, speziell den grösseren, findet man den Anfang der Ordnung der Zellen. Es tritt dies dadurch auf, dass an einer Stelle des Endstückes einige Zellen auseinander weichen und so einen, allerdings nur äusserst feinen Spalt entstehen lassen, der mitunter nur gerade dadurch sichtbar wird, dass er durch eine begrenzende Membran eine deutliche Kontur erhält. Dieser feine Spalt, mit den ihm nächstgelegenen Zellen, ist der Kern, um den die anderen Zellen sich gruppieren, und indem der Spalt sich verlängert, schreitet auch die Zellordnung weiter fort. An manchen Stellen treffen die Lumina mehrerer Endstücke zusammen, und man erhält dann ein Bild, das bis zu einem gewissen Grade an eine Rosette erinnert. In diesen Fällen pflegt die Differenzierung und die Spaltbildung relativ weit gegangen zu sein.

Stadium XII. (Gustel.) Die Verzweigungsbilder sind ein wenig typischer als zuvor, und wenn man gerade die Ausbreitung des Verzweigungsbaumes in einem Schnitte zu sehen bekommt, dann kann man auch ganz gut den Übergang der einzelnen Teile ineinander erkennen. Dank dem Umstande, dass die ganze Konstruktion der Drüse noch keine sehr kompakte ist, gelingt es nicht zu selten, längere Stücke der Ausführwege im Längsschnitt zu finden, und dies natürlich besonders in der Gegend des Hilus, wo der Gang die Drüse verlässt, resp. wo der Ganglienzug in dieselbe eintritt. Es muss demnach die Ausbreitung der Kanäle an dieser Stelle vorzüglich in der Schnittebene, d. h. in der Frontalebene erfolgen. Da sich von dieser Stelle aus die Epithelgänge nach vorne und hinten ausbreiten, so wird man hier die entsprechenden Stellen im Querschnitte finden. Ein aus dem Hauptausführungsgang der Drüse

heraustretender Seitenast lässt zwei Zellreihen erkennen, die einander ziemlich ähnlich sind. Dieser Ast teilt sich sehr bald in zwei Zweige, die, obwohl sie ein viel engeres Lumen haben, dennoch zwei Zellreihen erkennen lassen. Auffallend ist, dass die Summe der Hohlräume beider Seitenkanäle zusammen grösser ist wie der Hohlraum des Kanalteiles, aus dem sie abgezweigt sind. Dies ist keine besondere gerade hierfür charakteristische Erscheinung, findet man ein Ähnliches doch ganz allgemein. Aus diesem Umstande geht hervor, dass das Sekret hier langsamer fliessen muss, und es wird dies nun weiterhin um so mehr der Fall sein, je mehr man sich den sezernierenden Endstücken nähert, hier muss demnach die Abflussgeschwindigkeit am kleinsten sein. Die beiden aus dem Seitenast entspringenden Zweige sind wohl physiologisch als gleich anzusehen, wenn auch insofern ein Unterschied besteht, dass der eine in mehr Teile zerfällt wie der andere. Die Wand dieser letzten Teile besteht aus einem einreihigen Epithel, dessen einzelne Elemente ziemlich flach sind. Am Ende dieser Strecke können die Endknospen gesehen werden; demnach unterliegt es wohl kaum einem Zweifel, dass die letzte Strecke eine Vorstufe der Schaltstücke darstellt. Die Zellen scheinen ein wenig dunkler als die der Endkolben. Im Querschnitt zeigt die betreffende Stelle ein rundes Bild, einen engen Kanal mit einem Zellkranz aus nur einer Lage von Zellen, diese liegen ein wenig eng und zeigen ein dementsprechendes Verhalten.

Stadium XIII. (Rollo.) Durch die dauernde Vermehrung der Epithelteile findet eine immer bessere Ausnutzung des Raumes statt, und es ist das wieder nur dadurch möglich, dass die Epithelgänge sich immer mehr biegen und krümmen, dadurch gewinnt andererseits die Drüse an Gleichmässigkeit, indem man nun fast in allen Schnitten längs und quer getroffene Teile aller möglichen Abschnitte findet. Die Zahl der Endkolben ist jetzt so gross, dass diese sich vielfach berühren,

und wenn trotzdem dadurch keine Veränderung der einzelnen Zellen zustande gekommen ist, sondern nur das Querschnittsbild ein wenig platt wird, dann kann man daraus erkennen, dass entweder die Kraft keine sehr bedeutende sein kann, oder dass die Zellen unter Wahrung ihrer Form gezwungen worden sind, eine andere gegenseitige Lage einzunehmen. Vom Hauptausführungsgang, der in dem Hauptseptum der Drüse dahinzieht, bis zu dem Momente, wo der Gang in dem Endkolben verschwindet, findet eine mehrmalige Teilung statt, die wohl an keiner Stelle unter die Zahl 4 heruntergeht und sicherlich mancherorts eine grössere ist. Das hängt von einer ganzen Reihe von Faktoren ab, und nicht zum mindesten von der Stelle, wo die betreffenden Endkolben gelegen sind.

Die Endkolben sind jetzt meist längliche Gebilde, mitunter mit einer gelappten Form, die im Querschnitt noch einfach ein rundes Bild zeigen, mitunter aber auch hier schon länglich erscheinen. Innerhalb dieser Endkolben findet man ein Lumen, das bald mehr, bald weniger deutlich zu erkennen ist, und es macht den Eindruck, als ob es in den länglichen Endkolben besser gesehen werden kann. Das an dies Lumen sich anschliessende Stück des ausführenden Systems, also die Schaltstücke, sind kurz, einreihig und noch nicht so typisch wie später, das Epithel ist flach und geht dann oralwärts in das der Sekretkanäle über, diese sind verästelt und ihr deutliches, gut charakterisiertes Epithel macht die Trennung zwischen beiden ziemlich leicht. Hier sind die Zellen hoch und zeichnen sich dadurch aus, dass sie eine dunklere Farbe angenommen haben. Wenn man hinter diesen Epithelien nun noch andere findet, dann hat das seinen Grund in entwickelungsgeschichtlichen Tatsachen, indem eben diese Stellen dann als ursprünglich zweireihig angesehen werden müssen. Es hat hier die Trennung von dem Ausführungsgang noch nicht ihr volles

Ende erreicht. Jetzt ist auf jeden Fall die Differenzierung weit genug vorangeschritten, dass die innere Schicht als typisch erkannt werden kann. Im Querschnitt geben diese Stellen ein ganz typisches Bild.

Stadium XIV. (August.) Die bislang immerhin noch einigermassen kugeligen Endkolben, die schon im letzten Stadium den Beginn einer Ordnung der Epithelien, besonders wenn ein Lumen vorhanden war, erkennen liessen, haben diese runde primitive Form ganz aufgegeben und sind nun zu Endstücken ausgewachsen, so wie wir sie später finden. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, dass eine Weiterentwickelung unmöglich ist. Die Komplexe der einzelnen Endstücke sind kleiner geworden, und dabei macht das Ganze jetzt den Eindruck einer in sich abgeschlossenen Bildung. Die Zellen sind um einen gemeinsamen Mittelpunkt gelagert, eben das Lumen, an das anzustossen sich alle bemühen. Noch ist diese Neugruppierung der Zellen nicht so weit durchgeführt, dass alle in dieser Beziehung als untereinander ganz gleich anzusehen sind, aber die Mehrzahl der Zellen hat offenbar den Anschluss an das Lumen erreicht. Man kann, wenn gerade ein Endstück im Längsschnitt vorliegt, eine Zellform erkennen, die an den einzelnen Punkten des Endstückes eine wechselnde ist, und am Ende desselben eine dreieckige, in der Mitte jedoch eine mehr längliche Form zeigt. Da, wo die Zellen noch nicht durch das Lumen getrennt sind, greifen sie so ineinander ein, dass an der Stelle, wo sich die einzelnen gegenüber liegenden Wände berühren, eine Zickzacklinie entsteht. Jetzt ist ein Lumen noch nicht da, und doch sind die Zellen schon in typischer Art angeordnet, ein Zeichen dafür, dass also nicht die Lumenbildung die Veranlassung zur Umlagerung gibt, sondern diese zuerst eintritt. Mit dieser Neulagerung der Zellen ist auch eine Änderung der Kernlage bedingt, denn dieser rückt aus der Mitte der Zelle, wo er bislang gelegen war, nach der einen Seite hin,

und zwar nach dem Teile, der dem Lumen abgewandt ist. Dadurch bekommt der wandständige Teil der Zelle natürlich eine erhöhte Bedeutung gegenüber dem Teile, der dem Lumen zugekehrt ist. Wenn man einen derartigen Endkolben im Querschnitt ansieht, dann kann man finden, dass alle Zellen eine dreieckige Gestalt zeigen, eben bedingt durch ihre relativ geringe Anzahl, und dann, weil diese alle das Bestreben haben, an das Lumen anzugrenzen.

Sobald ein Lumen vorhanden ist, kann man eine epizelluläre Membran erkennen, die vielfach mit feinen Ausbuchtungen in den Zwischenraum zwischen die einzelnen Zellen sich hineinerstreckt, auf diese Weise das Lumen vergrössernd. Mitunter sieht man ausserhalb dieser Zellreihe noch andere Zellkerne, die vielleicht mit den Gianuzzischen Halbmonden in Zusammenhang stehen könnten, etwas Sicheres kann ich in dieser Beziehung nicht äussern.

An welchem Ende des Endstückes der Prozess der Lumenbildung seinen Anfang nimmt, ist ziemlich gleich, vermutlich vom Oralende. Die aus den Endstücken heraustretenden Schaltstücke sind länger als zuvor, die Epithelform ist aber dieselbe geblieben. In bezug auf die übrigen Teile des ausführenden Systems bringt das Stadium nichts Neues.

Stadium XV. (Hild.) Das jetzige Stadium bringt uns vor allem eine Differenzierung zwischen Submaxillaris und Sublingualis, insofern die Zellen jeder der beiden Drüsen nun verschiedene Wege einschlagen. Schon im Vorstadium fand sich eine Andeutung davon, denn die Zellen der Sublingualis erschienen eine Kleinigkeit heller als die der Submaxillaris, das ist nun so deutlich geworden, dass man auf diesen Unterschied hin eine Trennung beider Drüsen vornehmen kann. Die Endstücke der Sublingualis sind etwas grösser wie die der Submaxillaris, und die einzelnen Zellen sind ganz hell und glasig, sie haben die Farbe nur relativ schlecht angenommen,

und ihre Form ist eine derartige, dass sie wie mit einer hellen Masse vollgepfropft erscheinen. Das alles ist die Vorbereitung für die Umwandlung der Sublingualis zu einer Schleimdrüse. Dem tut auch der Umstand keinen Abbruch, dass sich neben der hellen Zone eine nicht unbedeutende Anzahl dunkler Zellen findet.

Der Zellcharakter der Submaxillaris hat sich fast gar nicht geändert, die ganze Drüse zeigt dunkle Zellen, auch sind diese nicht so aufgebläht wie die der Sublingualis. Oft hat der Zelleib die Farbe so stark aufgenommen, dass der Kern in der dunklen Zelle nur mit Mühe umgrenzt werden kann. Diese dunkle Färbung der einzelnen Zellen deutet darauf hin, dass die Submaxillaris eine Eiweissdrüse sein wird; die gegen früher stärkere Trübung kann man vielleicht auch mit der Vorbereitung zur Sekretion in Zusammenhang bringen, denn genau so wie die Sublingualis durch die Umwandlung der Zellen zu Schleimzellen sich auf die Zeit der einstigen Sekretion vorbereitet, kann das auch die Submaxillaris tun. Die Gestalt der Endknospen ist vielleicht noch ein wenig komplizierter wie im Vorstadium, denn wenn auch der Schnitt (Querschnitt) häufig ein kleineres Gebilde zeigt, so ist dieses jetzt dennoch durch die Aussendung von Sprossen grösser geworden. Auf diese Weise kann eine viel bedeutendere Zahl von einzelnen Zellen das Sekret in das innerhalb des Endstückes dahinziehende Lumen ergiessen, und es wird so eine immer bessere Ausnutzung des Raumes ermöglicht. Dabei kommen natürlich die Zellen der Endstücke immer häufiger in unmittelbare Nachbarschaft andersartiger Epithelzellen, und es kann trotz alledem ein wirklicher Einfluss auf mechanischer Basis kaum gefunden werden. Offenbar sind die Zellen jetzt schon so fest aneinander gefügt, dass eine Gestaltveränderung nicht so leicht möglich ist.

Die Ausführgänge bieten kaum Besonderheiten, wohl hat

sich die Lumenbildung jetzt an allen Stellen soweit durchgesetzt, dass die entsprechenden Abschnitte überall die nämliche Gestalt und vor allem das gleiche Querschnittsbild zeigen. Damit ist denn auch eine bessere Anordnung der Zellen verbunden, und an Stelle der früher noch vielfach unbestimmten Lagerung tritt jetzt immer mehr das bereits oben gezeigte Prinzip hervor. Ganz besonders weisen die Teile des ausführenden Systems, die nur aus einer Zellreihe bestehen, eine genauere Anordnung auf, auch liegen die Kerne in allen diesen Zellen an der nämlichen Stelle.

Stadium XVI. (H.). Die oben skizzierten Verhältnisse bilden sich nun schnell weiter aus, und indem die Zahl der Endstücke zunimmt, wird immer mehr Bindegewebe verdrängt, und das Ganze zeigt das mehr gleichmässige, bekannte Drüsenbild. Die einzelnen Endkolben bleiben ziemlich konstant; in einer immer grösseren Anzahl von ihnen kann man ein Lumen erkennen, und das hat dann vielfach entsprechend der Form des Epithelstückes eine verästelte Gestalt; die Form der Zellen ist eine wechselnde, entsprechend dem gerade vorliegenden mechanischen Verhalten, und abhängig von der zufälligen Lage der Zelle. Der Kern wandert langsam ganz an das basale Ende, und da die Kerne nebeneinander liegender Zellen alle ungefähr in gleicher Höhe sich befinden, so sind sie wie an einer Schnur aufgereiht. Das Wandern nach der Basis der Zelle spricht auch dafür, dass die gesamte Drüse sich langsam dem Zeitpunkt nähert, wo sie in Tätigkeit treten soll.

Die Gesamtheit der Zellen, die ein Endstück bilden, sind abgegrenzt gegen die Umgebung durch eine deutliche Membran, an die vielfach ganz eng Bindegewebszellen angelagert sind, so dass es fast den Anschein hat, als ob beide zusammen gehören. Diese Umgrenzung ist nicht ohne Bedeutung, insofern sie das Ganze in seiner Einheit stärkt. Mag diese Membran nun vom Bindegewebe oder von Epithelzellen stammen, eine besondere

Bedeutung für das Wachstum dieser ist ihr wohl nicht zuzuerkennen, und die einzelne Epithelzelle zu beeinflussen, ist sie auch kaum imstande, wenigstens kann man das aus der immer mehr zunehmenden Kompliziertheit folgern.

Die Äste des ausführenden Systems sind bis zu einer gewissen Grenze der Ausbildung gekommen, auf der sie schon eine Zeitlang verharren und wohl zunächst weiterhin bleiben werden. Ein aus dem Hauptgange heraustretender Ast zeigt zwei Zellreihen, und da er innerhalb eines Septums dahinzieht, so kann man daraus erkennen, dass er von den sezernierenden Endstücken ziemlich weit entfernt sein muss. Der Umstand, dass neben ihm ein grösseres Gefäss gefunden wird, stärkt diese Ansicht. Die aus den Endstücken herausführenden Teile des ausführenden Systems sind vielfach gebogene Rohre mit dünner nur einzellstarker Wand. Es glückt verhältnismässig selten, den Übergang aller dieser Abschnitte ineinander in einem Bilde zu sehen, und es scheint, dass er ein nicht ganz feststehender ist. Das eine ist aber bestimmt zu erkennen, dass der Abschnitt des Systems, dessen Wand nur aus einer Reihe von Zellen besteht, unverhältnismässig kürzer ist wie der andere, dessen Wand stärker gebaut ist.

Stadium XVII. (T. V.) Die Veränderungen in diesem Endstadium sind eigentlich gering, denn wenn auch der Bau des gesamten Organes kompakter geworden ist, weil mehr Epithelgewebe auf denselben Raum zusammengedrängt wurde, eine besondere Weiterbildung ist kaum zu erkennen. Wohl kann festgestellt werden, dass die Submaxillaris ein ganz anderes Bild zeigt wie die Sublingualis mit ihren grossen, prall gefüllten glasigen Zellen, dass ihre Zellen viel dunkler sind, dass sie auch nicht so gross sind, und dass der Kern nicht an die Wand gepresst ist. Der wesentlichste Unterschied gegen früher ist wohl darin zu finden, dass alle Teile jetzt kanalisiert sind und die Lumina durchgehends deutlicher und besser zu

erkennen sind als früher, besonders markant ist das an den Sekretkanälen zu finden. Die Zellform und die Lagerung des Kernes in den einzelnen Abschnitten des ausführenden Systems ist ungefähr die nämliche wie zuvor, vielleicht, dass die Kerne ein wenig deutlicher hervortreten und eine noch straffere Gliederung und Aufreihung zeigen. Wenn man jetzt ein langes Kanalstück terminal verfolgt, dann kann man ganz deutlich erkennen, wie in dem Masse, wie man sich dem Endkolben nähert, die zweite Reihe der Epithelzellen an Bedeutung zurücktritt, wie die Kerne der äusseren Reihe spärlicher werden und dann ganz verschwinden, woraus erhellt, dass die Grenze keine ganz scharfe ist.

---

Ausser dem Epithel muss man bei der Drüsenentwickelung auch das Bindegewebe berücksichtigen, wie das Flint seinerzeit an der Submaxillaris des Schweines gezeigt hatte; das soll nun mit folgenden Zeilen geschehen.

Bindegewebe. Stadium I. (Helene.) Zu den Epithelien stehen in gewissen Beziehungen die Elemente des umliegenden Bindegewebes, und wenn man die Veränderungen an ersteren nicht nur als Tatsachen hinnehmen will, sondern nach einem Grunde, warum dies oder jenes so geworden ist, fragt, dann wird man mitunter im Verhalten des Bindegewebes, wenigstens zum Teil, eine Erklärung für die gestellte Frage finden. Die Untersuchung der Submaxillaris hat ergeben, dass innige Wechselwirkungen zwischen Epithelien und Bindegewebe bestehen, und es ist das Verdienst von Flint, darauf und auf die Beziehungen der Umgebung nachdrücklich hingewiesen zu haben; er konnte zeigen, dass diese viel verwickelter sind als man annahm, denn es stellte sich heraus, dass die Beeinflussung nicht einseitig nur von einem Gewebe ausgeht, sondern dass alle Gewebe und Organe, die benachbart liegen, auch einen gegenseitigen Einfluss aufeinander ausüben.

Gelegentlich der Untersuchung der Submaxillaris des Schweines konnte ich ganz Ähnliches finden, und die sehr prägnanten Verhältnisse bei diesem Tiere erleichterten die Vergleichung der einzelnen Stadien ganz bedeutend. Bei der Maus sind die Verhältnisse nun erheblich ungünstiger, denn eine so ausgesprochene Kapselbildung findet sich hier nicht, und zwar bezieht sich das ganz allgemein auf alle untersuchten Stadien. Dort war eine grosse, gleich von Anfang an deutliche primäre Kapselanlage vorhanden, die den Mutterboden abgab, sowohl für die definitive Kapsel, wie auch für das intrakapsuläre Bindegewebe; gleichzeitig fiel dieser Bindegewebsanhäufung die Aufgabe zu, den Platz zu präokkupieren, den die Drüse später für sich in Anspruch nehmen soll. „Die[1]) Bedeutung dieses Phänomens (grosse Kapselanlage, kleine Drüsenanlage) bedarf noch einer weiteren Untersuchung und Erklärung, denn es ist auffallend, dass das nebensächliche Organ, die Kapsel, zu dieser Zeit einen weit breiteren Raum einnimmt, als das funktionell wichtige, die Drüse. Später allerdings kehren sich die Verhältnisse um, die Drüse nimmt den meisten Platz in Anspruch, während die Kapsel sich mit wenig begnügen muss. Es hat daher den Anschein, als ob die Aufgabe dieser Kapsel zum Teil nur eine vorübergehende sei, und dass sie nach Erledigung ihrer Funktion nur ein kümmerliches Dasein fristet; vielleicht bahnt sie nur der Drüse ihren Weg zwischen den anderen Organen und zeigt ihr gewissermassen die Richtung, in der sie zu wachsen hat.“

Bei der Maus liegen die Verhältnisse nun anders, zwar findet sich auch hier ein Bindegewebspolster, das die Anlage umgibt, aber die Ausdehnung, die es aufweist und die Beziehungen, die es zur Umgebung unterhält, lassen es eine andere Stellung einnehmen, wie bei dem Schweine. Die Epithelbildung

1) cf. Nr. 42. S. 12. Z. 6 v. u.

ist umgeben von einer Hülle von Bindegewebe, die nur wenige Reihen stark, ein viel zarteres Gebilde darstellt wie bei dem Schweine. Dieses Bindegewebspolster ist gegen seine Umgebung nicht sehr deutlich abgegrenzt und geht fast unmerklich in das lockere Füllgewebe über, das sich zwischen Meckelschem Knorpel und Zungenanlage findet. Nach der Mitte zu ist dies Gebilde etwa ebenso breit wie die Epithelanlage, nach lateral vielleicht ein wenig mehr, nach der Zunge zu von etwa der gleichen Grössenordnung, in der Richtung nach dem Meckelschen Knorpel ist die Kapsel etwa doppelt so breit wie die Stärke des Epithelstranges. Die Abgrenzung ist einigermassen willkürlich, da eine scharfe Grenze nicht zu finden ist, einen Anhaltspunkt hat man allenfalls im Nervus lingualis, der, von lateral kommend, unter der Anlage dahinzieht und sich in die Zunge einsenkt. Aus den Untersuchungen beim Schweine hatte sich ergeben, dass der Nerv die Kapsel an der Stelle, wo er durch sie hindurchtritt, einengt, so dass diese eingeschnürt erscheint. Hier bei der Maus kann man ein Ähnliches finden, denn an der Stelle, wo der Nerv unter der Anlage hindurchzieht, erscheint das Bindegewebe zusammengedrückt, es findet sich also eine mechanische Beeinflussung, wenn auch nur in äusserst geringem Grade. Diese Kompression ist so minimal, dass man sie sicherlich nicht beachtet hätte, wenn nicht die Verhältnisse beim Schweine veranlassten, dass man danach suchte.

Dem oben Gesagten zufolge kann man dann die Grenzen der Kapsel folgendermassen bestimmen: nach lateral bis an den Meckelschen Knorpel reichend, stösst sie medial an die Anlage der Zungenmuskulatur, nach unten erstreckt sie sich in den Winkel, der sich zwischen den beiden eben genannten Gebilden befindet, füllt ihn jedoch nicht ganz aus, nach der Mundhöhle zu stösst sie fast bis an das Epithel, nach vorne zu reicht die primitive Kapsel bis zu der Stelle, wo sich die

Drüsenanlage vom Mundhöhlenepithel abtrennt, nach distal findet sie bald hinter dem Ende des Epithelganges ebenfalls ihren Abschluss, ihre grösste Ausdehnung hat sie an der Stelle, wo der Nervus lingualis gelegen ist. So stimmen denn die Anlagen beider Tiere, so different sie auch ausgebildet sind, in manchen Punkten überein, und man kann sie auch ohne Bedenken als gleichwertig ansehen, wenn anders überhaupt eine Vergleichung der Befunde an den einzelnen Embryonen möglich ist. Diese Ähnlichkeit kann nun auch noch weiter verfolgt werden, denn es findet sich, dass z. B. bei der Maus ganz genau wie beim Schweine nach medial von der Kapsel eine Stelle gelegen ist, die viel ärmer an Zellen ist, als alles andere perikapsuläre Bindegewebe.

Noch eines Punktes muss Erwähnung getan werden, das ist die relativ bedeutende Anzahl von Kapillarquerschnitten, die man allenthalben findet, und die einmal an dem Inhalt, den kernhaltigen roten Blutkörperchen, dann aber auch an den die Wand bildenden Endothelien erkannt werden können. Diese zahlreichen Kapillaren sind offenbar nur der Ausdruck dessen, dass hier ein bedeutender Stoffwechsel stattfindet, was auch in Anbetracht der vielen auf einen kleinen Raum zusammengedrängten Zellen gar nicht überraschend kommt. Diese reichlichen Gefässquerschnitte hatten wohl auch zum Teil die Veranlassung dazu gegeben, dass Thomas[1]) die Ansicht aussprach, dass die Gefässe das Primäre seien, und dass durch ihre Sprossung und Wachstum erst die Veranlassung zur Bildung neuer Epithelgänge gegeben würde, eine Ansicht, die auch schon von Flint als unzutreffend zurückgewiesen wurde.

Da nach dem Munde zu die Kapselanlage bis an das Epithel reicht, so fehlt natürlich jener nach oben gerichtete charakteristische Fortsatz (im Frontalschnitt gesehen), der beim

[1]) Nach Flint.

Schweine gefunden wurde, und in den sich der Epithelzug von oben her einsenkt. Am hinteren Ende der Anlage ändern sich die Verhältnisse ein wenig, denn hier langt die Kapselanlage nicht bis in die Nähe des Mundepithels, vielmehr schiebt sich eine zellarme Bindegewebsschicht ein, so dass also die Walzenform, die bei dem Schwein so typisch war, hier bis zu einem gewissen Grade wiedergefunden werden kann: Ein Unterschied besteht demnach in bezug auf die Lagerung, indem nämlich die Kapsel bei der Maus dicht am Epithel liegt, beim Schwein aber weiter davon entfernt ist.

Die einzelnen Zellen der Kapselanlage sind sehr primitiv, alle ziemlich gleich, ein wenig länglich oder oval oder auch rund, ersteres wohl besonders an den Stellen, wo mechanische Einflüsse eine Rolle spielen dürften, also zunächst in der direkten Nachbarschaft des Epithelzuges. Teilweise liegen hier die Zellen so, dass sie die Enden und die Seitenteile des Epithelganges in parallelen Reihen umgeben, und das zwar auf die Art, dass die längere Achse in derselben Richtung wie der Gang verläuft. Je mehr man sich von dieser Stelle aus zum Rande der Kapselanlage hinbewegt, um so mehr nehmen die Zellen eine mehr runde Form an, ganz besonders in der Richtung auf die oben genannte zellarme Zone hin. Hier findet dann allmählich der Übergang in das Füllgewebe der Umgebung statt. Sehr deutlich ist das auch an dem hinteren Ende der gesamten Anlage, wo man die nach und nach mehr locker werdende Lagerung der Zellen und so den Übergang in das allgemeine zwischen den Organanlagen sich befindende Füllgewebe schön beobachten kann.

Der Kern der Zelle ist blasig und gross und bietet keine Unterschiede gegenüber anderen Bindegewebskernen einer solchen Embryonalzeit. Kernteilungsfiguren werden reichlich gefunden, wie an allen anderen Stellen auch, demnach ist dieser Befund nur ein Ausdruck dessen, dass hier ein reich-

liches Wachstum der Zellen statthat. Bindegewebsfasern sind zurzeit nicht zu finden, und es macht das Ganze noch den Eindruck einer in allen Teilen homogenen Bildung. An der Stelle, wo die Kapsel zum Nerven Beziehungen unterhält, sieht man die nämlichen Verhältnisse, so dass also auch diese Stelle keinerlei Unterschiede gegenüber den anderen aufweist.

Stadium II. (Albert I.) Da die Epithelanlage eine Veränderung durchgemacht hat in dem Sinne, dass der gesamte Epithelgang mehr in die Länge und Tiefe gedrungen ist, so kann es nicht überraschend kommen, dass auch das Bindegewebe ein anderes Verhalten zeigt, dessen auffallendste Erscheinung die Verlagerung der Kapselanlage in die Tiefe ist. Wenn auch diese eine Vermehrung ihres Volumens durchgemacht hat, so hat sie doch nicht Schritt gehalten mit der Raumvergrösserung des Epithelstranges, d. h. wenn auch ihre Masse jetzt grösser geworden ist, relativ zu der Masse des Epithelganges ist sie nicht grösser geworden, vielleicht gleich geblieben, vielleicht auch kleiner geworden. Dadurch kommt jetzt schon zum Ausdruck, dass das Epithelgewebe die Überhand hat, und indem sich die eben angedeuteten Verhältnisse noch weiter herausbilden, beginnt das Bindegewebe seiner eigentlichen Bestimmung, ein „Füllgewebe" zu werden, immer näher zu kommen. Es zieht sich vor den Organen der Umgebung, die durch ihre Vergrösserung und Vermehrung mehr Raum benötigen, und vor den eigenen Epithelteilen langsam zurück, und da dies nicht an allen Stellen der in Frage stehenden Gegend in gleichem Masse stattfindet, so kann man daraus schliessen, dass die einzelnen Teile anatomisch und physiologisch nicht gleichwertig sein können, ja man kann vielleicht noch weiter gehen und sagen, dass der Teil des Bindegewebes, der das am meisten tut, zu dem eigentlichen Füllgewebe wird, das wir in allen Spalten zwischen den einzelnen Organen finden, während der Teil, der am meisten seine Gestalt wahrt, zu

speziellen bindegewebigen Organen — hier also zur Kapsel und den Septen — werden muss. Für das Schwein galt zum Teil ein Nämliches. „Die [1]) Kapsel hat eine Vergrösserung erfahren, doch scheint sie in bezug zur Grösse der Drüsenanlage selbst kleiner als früher; sie scheint an Bedeutung eingebüsst zu haben, da sie gleichzeitig nicht mehr so solide und deutlich abgegrenzt ist."

Die Gestalt der Kapsel als Ganzes ist jetzt nicht mehr eine walzenförmige, und dank dem Umstande, dass die Abgrenzung gegen die Umgebung besser vorgenommen werden kann, dass also die Kapsel sich aus dem allgemeinen Bindegewebe besser herausgebildet hat, tritt ihre Form denn auch mehr in Erscheinung. Mit dem vorderen Teile kommt sie dem Mundhöhlenepithel nahe, während ihr hinteres Ende ganz erheblich tiefer zu finden ist, ein Umstand, der sich ganz leicht daraus erklärt, dass sie den Epithelgang allseitig umhüllt und nun natürlich auch dessen Verlauf zeigen muss. Es ist a priori schwer, zu entscheiden, ob das Bindegewebe, hier die Kapsel, sich nach dem Epithel richten muss, oder ob dieses jenem folgt, mit Sicherheit kann man das auch nur aus anderer Beziehung zwischen Epithel und Bindegewebe und den daraus sich ergebenden Analogieschlüssen folgern. Wir wissen aus der Untersuchung anderer Teile der Drüsenentwickelung, dass das Epithel das Formgebende ist, und dass es das Bindegewebe direkt beeinflusst, dies gilt besonders zu Beginn der Entwickelung, wohingegen die in umgekehrter Linie gehende Beeinflussung erst zu späteren Zeiten gefunden wird, wenn nämlich das Bindegewebe schon speziellere Formen angenommen hat. Daraus kann man nun schliessen, dass hier die bindegewebige Kapsel dem Epithel gefolgt ist und nicht umgekehrt.

[1]) cf. Nr. 42. S. 17. Z. 19 v. u.

Da nach vorne zu der Raum immer enger wird, während nach dorsal die Organanlagen weiter auseinander liegen, so kann man darin vielleicht eine Erklärung finden für das Verhalten zur Umgebung, vorne nämlich ist eine Abgrenzung der Kapsel gegen ihre Umgebung kaum durchzuführen, höchstens, indem man Nerven und Gefässe mit heranzieht, die zum Teil an der Oberfläche der Kapsel verlaufen; hinten hingegen ist jene zellarme Schicht wieder deutlicher und mit ihrer Hilfe lässt sich dann ganz leicht bestimmen, was zur Kapselanlage gehört und was nicht mehr. Die Stelle, wo der Nervus lingualis sich mit der Kapsel kreuzt, muss noch besonders erwähnt werden, weil jetzt hier keine Kompression mehr erfolgt, die Kapsel liegt hier unter dem Nerven, zeigt also schon Beziehungen, die den bleibenden bis zu einem gewissen Grade ziemlich nahe kommen. Diese Lageveränderung erklärt sich dadurch, dass die Kapsel nach hinten und unten wächst, während der Nerv relativ an seiner Stelle bleibt, dadurch kommt das, was anfänglich vorne und oben war, nach hinten und unten zu liegen. Medial und unten zieht der Nervus hypoglossus an der Kapsel vorbei, wie eine Tangente an dieselbe angelegt. An dieser Stelle wird es denn auch deutlich, dass das Ende der Kapsel weiter lateral liegt wie der vordere Teil derselben, ein Befund, der eigentlich ganz selbstverständlich ist.

Die feineren Verhältnisse des Bindegewebes bieten nichts Besonderes. Die Zellen zeigen in bezug auf ihre Gestalt kaum eine Veränderung gegen früher, es sind typische embryonale Bindegewebszellen, wie man sie allenthalben findet, die Kerne sind rund, bläschenförmig und nehmen die Farbe gut an. Die Grösse der einzelnen Zellen steht hinter der der Epithelzellen zurück und die ganz andere Lagerung dieser und auch ihre andere Form macht die Trennung zwischen beiden Geweben leicht.

An einigen Stellen findet man eine gewisse Veränderung der Zellform, das ist einmal in der Umgebung des Epithelganges, also an einer Stelle, wo das auch früher schon war, dann aber auch an dem Rande der Anlage nach der Mitte zu, an jenem Punkte, wo oben gezeigt werden konnte, dass sich dort die zellarme Schicht besonders deutlich ausgebildet fand. Beide Male sieht man in bezug auf die Zell f o r m das Nämliche, wenn auch die Lagerung der Zellen und der Grund für die Erscheinung eine differente sein wird. An der ersten Stelle findet man mehrere Reihen von Zellen, die den Epithelstrang umgeben, und das in der Art, dass sie flach der Oberfläche des Stranges anliegen. Das kann natürlich nur e i n e Zellage tun, die anderen, von dieser nach aussen gelegenen, liegen auf ihr. Die Anzahl der Reihen ist keine bedeutende, und wenn auch in bezug auf die Stärke dieser Schicht Verschiedenheiten gefunden werden, prinzipiell sind die Verhältnisse wohl überall die nämlichen. Es kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass dies der Ausfluss mechanischer Druckeinwirkung ist, der, von den Epithelien ausgehend, das Bindegewebe trifft. An dieser Stelle sind die Zellen länglich, eine Gestalt, die sie bekanntermassen immer da zeigen, wo sie einem Druck ausgesetzt sind, der in dem Sinne wirkt, dass sie aufeinander gedrängt werden, also gezwungen werden sollen, einen Raum einzunehmen, der relativ für sie zu klein ist.

Wenn wir eine solche Gestalt auch teilweise medial an der zellarmen Zone finden, oder an der oberen lateralen Begrenzung der Kapsel, dann kann das gleiche morphologische Aussehen nicht auf der nämlichen Ursache beruhen, eben deswegen, weil die einzelnen Zellen hier zu weit auseinander liegen und durch solche Zwischenräume getrennt sind, dass eine engere Lagerung auch möglich gewesen wäre, ohne dass die Zellen anders geformt werden müssten. Ich glaube vielmehr, dass es sich hier um die Wirkung eines Zuges handelt,

der dadurch zustande kommt, dass die Kapsel mehr nach aussen und nach unten verlagert wird und nun an den Zellen der Gegend, von der sie sich entfernt, ein Zug ausgeübt wird. Wenn dies zuträfe, dann müssten die Zellen in dem zuerst genannten Falle, also am Ende des Epithelganges, wo sie vermutlich komprimiert werden, eine Stellung ihrer Längsachsen zeigen, die senkrecht oder annähernd so auf der des drückenden Gebildes steht, während in dem zuletzt genannten Falle die Längsachse der Zellen mit der Zugrichtung zusammenfallen müsste. Die Beobachtung lehrt, dass das auch in der Tat zutrifft, und es ist ohne allen Zweifel, dass dadurch die eben gemachte Annahme eine wesentliche Stütze findet.

In die Masse der Bindegewebszellen findet man eingestreut feine Nervenfasern, die offenbar dem Nervus lingualis angehören, dem einzigen Nerven, der dauernd Beziehung zur Submaxillaris zeigt, ihre Zahl ist nicht bedeutend, wie denn auch stärkere Stämmchen zurzeit noch nicht gefunden werden. Eine besondere Verlaufsrichtung ist ebenfalls nicht zu erkennen, ein Punkt, auf den unbedingt zu achten ist, weil daraus unter Umständen wichtige Schlüsse gezogen werden könnten über die Stelle, wo demnächst einmal die Anlage der Septen gefunden werden muss.

Aus demselben Grunde ist auch den Gefässen ein besonderes Interesse zuzuwenden. Dass diese sich reichlich finden, konnte schon im vorhergehenden Stadium angedeutet werden, und es ist in dieser Beziehung eher zu einer Vermehrung als zu einem Stillstand gekommen, grössere Zweige finden sich jetzt aber auch noch nicht, man kann also den vorhandenen noch keinerlei formgebende Bedeutung beimessen. Die Verteilung ist eine ziemlich gleichmässige, woraus zu schliessen ist, dass es nicht speziell der Epithelgang sein kann, der durch die energische Vermehrung seiner einzelnen Zellen und durch den dadurch bedingten Stoffumsatz die Veranlassung

hierzu gegeben habe; es scheint mir vielleicht daraus hervorzugehen, dass das ganze Gebilde ein annähernd gleiches Bedürfnis an frischem Blute habe.

Stadium III. (Herbert I.) Am Epithelgange sind gewisse Wachstumsvorgänge zu beobachten, die offenbar keinen allzu grossen Einfluss auf das Bindegewebe ausüben, denn wenn auch bestimmte Veränderungen gefunden werden, im Prinzip ist es noch das gleiche, und die Abweichungen, die man sieht, werden wohl mehr auf Kosten der individuellen Variabilität als auf Wachstumsvorgänge zu setzen sein. Eine Vergrösserung der Kapselanlage findet sich kaum, vielleicht, dass man das Vordringen eines Zapfens nach medial und unten in diesem Sinne deuten darf. Infolge des Umstandes, dass die Entwickelung der Kapsel nicht mehr so ganz Schritt hält mit der anderer Organe, kommt man zu dem oben schon angedeuteten Schlusse, dass sie anfängt an ihrer Bedeutung Einbusse zu erleiden, sie tritt auch nicht mehr so deutlich in Erscheinung und wird zusehends von den Organen der Umgebung eingeengt, zurückgedrängt und in ihrer Form beeinflusst.

Wenn es erlaubt sein darf, in dieser Beziehung eine Parallele zu ziehen zwischen den Befunden bei der Maus und denen beim Schweine, dann ist etwa folgendes zu sagen: In beiden Fällen kommt der Anlage der Kapsel offenbar die Aufgabe zu, den Raum für die Drüse zu präokkupieren, sie beginnt sehr bald an Bedeutung zu verlieren und unterliegt den mannigfaltigsten Einflüssen der Umgebung; gewisse mechanische Verhältnisse lassen sich ganz deutlich an den Elementen erkennen, und geben uns wenigstens einen kleinen Anhalt für die Veränderung der Zellform und der Anlage als Ganzes.

Die Verhältnisse sind demnach die gleichen, wenn auch andererseits zufolge dem Umstande, dass die ganze Anlage bei der Maus zarter und feiner ist, ein Unterschied ohne weiteres klar zutage tritt.

In diesem Zusammenhange muss auch der Befund genannt werden, der sich an der lateralen Begrenzung der Kapsel ergibt. In dem vorliegenden Stadium ist der Übergang in das lockere Bindegewebe der Umgebung, speziell in das, das sich um die Anlage des Meckelschen Knorpels findet, ein so allmählicher, dass eine Grenze kaum gezogen werden kann. Beim Schweine liegen die Verhältnisse insofern anders, als eine Trennung, wenn auch undeutlich, gefunden wird. Da, wo dies dennoch bei der Maus möglich ist, beobachtet man, dass der Epithelgang mehr der lateralen Begrenzung zu liegt und also eine exzentrische Lage einnimmt, ganz in Übereinstimmung mit den Verhältnissen beim Schwein, wo der Epithelgang ebenfalls näher dem lateralen Rand gefunden wurde, es hängt dies offenbar ausser mit der Verlagerung in die Tiefe auch noch mit der nun bald einsetzenden Knospenbildung zusammen, denn die in dem vorliegenden Stadium zu beobachtende Einkerbung auf der medialen Seite des Ganges bezeichnet die Stelle der ersten Gangteilung. Beim Schwein konnte ganz an der gleichen Stelle der nämliche Befund erhoben werden.

Die Zellen der Anlagen liegen jetzt allenthalben dichter und zeigen, wenigstens auf den Schnitten, die einen Epithelgang nicht erkennen lassen, überall eine schöne runde Gestalt, die sich ganz wesentlich unterscheidet von der Zellform des mehr lockeren Gewebes in der Umgebung der Kapsel, denn hier findet man alle möglichen Zellformen, bald längliche und spitze, bald ovale oder polygonale, dort aber erscheinen die Zellen alle ziemlich gleichmässig rund, und nur ganz vereinzelt findet man andere Formen darunter. Man sieht, dass immer eine Anhäufung von Zellen durch eine helle Zone gegen einen anderen Zellhaufen abgegrenzt ist. Dies erinnert ohne Frage ein wenig an die Verhältnisse späterer Zeiten, nämlich an die Felderbildung, doch meine ich, dass beides nichts miteinander zu tun habe, denn die späteren Verhältnisse sind be-

dingt durch das Auftreten von Fasern an ganz bestimmten Stellen der Anlage und sie stehen in festgestellten Beziehungen zu den Nerven und zu dem ausführenden System, während hier offenbar die Kapillaren die Abgrenzungen vollziehen und keine derartigen Korrelationen erkennen lassen. Die einzelnen Zellbezirke sind in bezug auf ihre Grösse sehr ungleich. Eins ist vielleicht noch zu bedenken, dass nämlich die feinen Gefässe die Veranlassung geben könnten zur Bildung der Fasern und damit der Septen. Wenn das der Fall ist, dann ist die Zellhaufenbildung dieses Stadiums und die Federbildung kommender ein und derselbe Prozess, von dem demnach die erste Phase hier vorläge.

Irgend eine Faserbildung ist zurzeit noch nicht zu finden, das Bindegewebe ist noch homogen, auch an der Stelle, wo der Ganglienhaufen des Nervus lingualis in die Kapsel eintritt, ist keine histologische Besonderheit zu beobachten.

Stadium IV. (Max I.) Entsprechend dem Längerwerden und dem Eindringen des Epithelzuges in die Tiefe rückt auch die Kapsel aus ihrer bisherigen Stellung heraus und wird in eine Gegend verlagert, die zum Teil unterhalb der Anlage des Meckelschen Knorpels gelegen ist, die also schon viel mehr dem bleibenden Platze entspricht. Dies ist für die Kapsel nicht ohne Bedeutung, denn in dem Masse, wie sie sich von dem allgemeinen Bindegewebe ihres bisherigen Lagerungsplatzes ablöst, tritt ihre Form etwas deutlicher hervor, was eben dadurch möglich ist, dass das umgebende Bindegewebe des neuen Lagerortes so viel lockerer und weniger fest gefügt ist. Es könnte den Eindruck machen, als ob die Bedeutung der Kapsel eine den jeweiligen Verhältnissen entsprechend wechselnde wäre, indem ihre Form bald prägnanter wird, bald wieder mehr verschwindet. Das ist jedoch nur eine scheinbare Differenz, indem an der Kapsel selbst, wenigstens in dieser Richtung, sich nichts ändert, und der Unterschied nur

durch die Änderung der Umgebung deutlich wird. Auch jetzt ist die Rolle, die die Kapsel spielt, vorwiegend eine passive, und da zudem dauernd eine Änderung der äusseren Form eintritt, je nach dem Raume, der der Kapsel zur Verfügung bleibt, so kann es wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass die Bedeutung des Gebildes als Ganzes dauernd abnimmt, und zwar entsprechend dem Masse, wie die Epithelien und die Organe der Umgebung in ihrer Bedeutung hervortreten.

Inzwischen ist nun auch die Glandula sublingualis monostomatica entstanden und legt sich von lateral an die Submaxillaranlage an. Die Veränderungen, die diese Drüse im Bindegewebe hervorruft, sind äusserst gering, denn eine eigene Kapsel hat die Drüse jetzt nicht. Zwar findet sich um sie ein wenig verdichtetes Bindegewebe, doch sind das nur ganz vereinzelte Reihen ziemlich gleichmässig geordneter Zellen; die ganze Bildung ist durchaus nicht so geartet, dass man sie als eine Kapsel ansehen könnte; die Abgrenzbarkeit ist eine äusserst schwere, und da ferner hinzukommt, dass die wenigen Zellen, die um die Anlage gefunden werden, alle in dem Sinne einer Druckwirkung verändert sind, so kann man wohl nur von einer rein mechanischen Beeinflussung des Bindegewebes sprechen. Es haben offenbar die Epithelien hier einen anderen Einfluss auf das Nachbargewebe ausgeübt, den man dem Bilde nach nur als eine mechanische Kompression, nicht aber als eine reaktive Kapselbildung auffassen kann, wie wir es bei der Submaxillaris fanden.

Ein Einfluss auf die Kapsel der Submaxillaris ergibt sich daraus nicht, schon allein aus dem Grunde, weil die Anlage der Sublingualis monostomatica sich erst an der Stelle findet, wo eine ordentliche Submaxillarkapsel nicht mehr gesehen wird, wo nur noch ein Zipfel dieser nach oben zum Epithel hinzieht. Man kann also auch nicht einmal sagen, ob die Sublingualis monostomatica gar dereinst in die Kapsel der

Submaxillaris aufgenommen wird, was ja gar nicht so ganz unmöglich wäre, da z. B. aus der Entwickelung der Submaxillaris des Schweines bekannt ist, dass diese mitsamt ihrer Kapsel mitten in das Parotisgewebe hinein verlagert wird, ein Ähnliches könnte ja vielleicht auch hier vorliegen. Irgend welche Anhaltspunkte für ein künftiges Eindringen der Drüse in die Submaxillarkapsel finden sich jetzt nicht, die mechanisch beeinflussten Zellreihen kann man in dieser Beziehung nicht verwerten, einmal weil ihre Zahl viel zu klein ist, dann aber auch, weil beide Organe nicht direkt neben einander, sondern ein wenig schräg hintereinander liegen, dazu kommt dann noch, dass zwischen beide Gruppen eine Zone indifferenten Bindegewebes eingeschaltet ist, das ganz deutlich die Charakteristika des Füllgewebes aufweist und sich nach beiden Seiten einigermassen scharf gegen das bis zu einem gewissen Grade veränderte periepitheliale Bindegewebe abgrenzen lässt.

An manchen Stellen der Submaxillarkapsel sieht man ganz deutlich eine Veränderung der Zellform, die ohne Frage auf eine mechanische Kompression hindeutet; so konnte an einer Stelle gefunden werden, dass mehrere Reihen von Bindegewebszellen das Ende des Epithelganges, parallel zueinander geordnet, schalenartig umgeben, und da nun hier die Zellen enger aneinander liegen, kann man das als eine mechanische Beeinflussung auffassen, zumal da auch die langgestreckte Form der einzelnen Zellen darauf hindeutet. Da, wo zwei Epithelgänge nebeneinander liegen und noch zum Teil miteinander in Verbindung stehen, sind die Bindegewebselemente in demselben Sinne angeordnet, und man kann nun erkennen, wie die um beide Epithelhaufen befindlichen Züge bogenförmig aneinander stossen, genau so, wie die äussere Lage der Epithelzellen selbst. Das Entsprechende gilt natürlich dann, wenn das gerade vorliegende Querschnittsbild noch vielgestalteter ist, und

z. B., wie das weiter distal gefunden wird, eine Begrenzungslinie zeigt, die sich aus mehreren Kreisbögen zusammensetzt. Dann findet man, dass jene zellreiche Zone der Kapselanlage diese Krümmungen nachahmt, wenn auch nicht genau in derselben Form; je weiter nach aussen man aber kommt, um so flacher werden die Bögen und verstreichen schliesslich ganz. Dieses alles scheint nun nichts Besonderes, sondern nur eine Weiterbildung oder die Konsequenz der oben geschilderten Beziehungen von Epithel und Bindegewebe an dieser Stelle. Ähnliches fand sich auch seinerzeit beim Schweine.

„An[1]) Stellen, wo mehrere kleine Ausführgänge dicht nebeneinander liegen, findet man ein Verhalten, wie man es nach dem oben Gesagten nicht anders erwarten kann, es ziehen die Zellen und die feinsten Fäserchen um die einzelnen Epithelhaufen herum, Teile von Kreisen darstellend; die zu innerst liegenden bilden grosse Teile kleiner Kreise, die ferneren kleine Teile grosser Kreise, hier wird dann auch der Übergang von einem Kreisbogen zum anderen immer undeutlicher. Mitunter findet man dann auch wohl noch einen Kreis von Zellen, der mehrere Epithelhaufen umschliesst. Diese ganze Bildung ist äusserst fein und keineswegs ganz konstant.“

Hier hat das Bindegewebe offenbar die grösste Festigkeit, wenn anders man annehmen darf, dass da, wo wenige Elemente liegen, die Festigkeit geringer ist, im Gegensatz zu den Stellen, die an spezifischen Elementen reicher sind. Dies ist meiner Meinung nach auch die Stelle, wo die Fasern zuerst auftreten müssen, weil hier an das Bindegewebe — wenigstens in mechanischer Beziehung — die höchsten Anforderungen gestellt werden und fraglos eine Differenzierung an dem Punkte einsetzt, wo der sie auslösende Reiz zuerst wirksam sein kann.

Von hier aus nimmt das Bindegewebe allmählich wieder

[1]) cf. Nr. 42. S. 59. Z. 16 v. o.

seine gewöhnliche Form an, und an der Grenze gegen die zellarme Schicht, die nach lateral und unten einigermassen deutlich wird, lässt nichts darauf schliessen, dass an anderen Stellen so weitgehende Veränderungen einsetzen.

Die Gefässe, die offenbar den Zweck haben, den Organen das Nährmaterial zuzuführen, zeigen hier nun schon eine ausgesprochenere Beziehung zum Epithelgang wie früher. Ohne Frage findet man mehr Gefässquer- und -längsschnitte in der näheren Umgebung des Epithelganges wie an anderen Stellen der Kapselanlage. Niemals kommen sie aber ganz an den Epithelgang heran, sondern es liegt zum mindesten jene oben näher skizzierte, vom Epithel aus beeinflusste Bindegewebslage dazwischen. Wenn man auch noch so viel Gefässe auf einem Bilde vereint findet — und manchmal sind viele derartige rings um den Epithelgang angeordnet, bald parallel zu ihm verlaufend, bald ihn ringförmig umgebend —, so scheint eine Ausnahme nirgends zu bestehen. Dies ist offenbar kein zufälliger Befund, sondern scheint einem ganz bestimmten Gesetze zu folgen, und es lässt dies wohl mindestens den Schluss zu, dass die Ernährungsflüssigkeit erst durch jene Schicht hindurch diffundieren muss, ehe sie an die Epithelien selbst herantritt. Von diesem Gesichtspunkte aus ist es eine offene Frage, ob nicht vielleicht dem Bindegewebswall in bezug auf die Ernährung und den Stoffwechsel überhaupt eine massgebende Rolle zufällt.

Aus welchen Gebieten die Kapsel zu dieser Zeit ihr Blut bezieht, kann nicht so ohne weiteres gesagt werden, es macht den Eindruck, als ob die Blutversorgung keine ganz einheitliche ist, denn man findet, dass an mehreren Stellen kleine und auch mittelstarke Gefässe die äussere Bindegewebslage durchbrechen und in das Innere der Kapsel eintreten. Das stimmt auch mit den Untersuchungen von Dieulafé und Mouchet überein, die durch Injektion der Gefässe mit Mennige und darauf folgen-

der Röntgenuntersuchung feststellen konnten, dass an mehreren Stellen Gefässe in die Kapsel eindringen, dass also kein einheitlicher Gefässhilus besteht, und daraus, und auch aus anderen Befunden, geht klar hervor, dass das Blut der Drüse aus verschiedenen Gebieten stammt.

Stadium V. (Haenlein II.) Schon im nächsten Stadium treten ganz bedeutende Veränderungen auf, die zum Teil im Bindegewebe selbst gelegen sind, zum Teil durch die veränderte Lagebeziehung der Organe erklärt werden. Hierher ist ganz besonders die neue Beziehung der Sublingualis monostomatica zur Kapsel der Submaxillaris zu rechnen. Bislang fand sich die Sublingualis monostomatica ausserhalb der Submaxillarkapsel, dieser einfach angelagert, nun aber tritt in jener Korrelation eine Änderung ein, denn wie schon im vorhergehenden Stadium vermutet wurde, dringt jetzt diese Drüse in der Tat in die Kapsel der Submaxillaris ein. Da an der Stelle, wo diese Drüse die Kapsel durchbricht, keine epithelialen Teile der Submaxillaris gesehen werden können, so macht es den Eindruck, als ob es sich hier um eine Bindegewebsbildung, ausgehend von der Sublingualis monostomatica, handelt. Die Drüse dringt, von dem Epithel des Mundes kommend, in die Tiefe, und um ihr verdicktes Terminalstück findet sich eine Bindegewebsanhäufung. Wenn dieses Bild auch in der Tat der Bildung der Submaxillarknospe früherer Stadien sehr ähnlich ist, so geht doch beim Untersuchen der folgenden Schnitte klar hervor, dass es sich nur um ein Eindringen der Sublingualis monostomatica in ein benachbartes Gebiet handelt, und zwar aus folgendem Grunde: Die Bindegewebsanhäufung, die man hier sieht, geht, an Rekonstruktionen betrachtet, ganz kontinuierlich in die Kapsel der Submaxillaris über, d. h. es handelt sich um ein und dasselbe Organ. Dazu kommt, dass der Epithelspross nicht in der Mitte des oberen Randes der Bindegewebsanhäufung gefunden wird, sondern ganz seitlich,

und auch nachdem der Zapfen eine bedeutende Strecke weit in das Bindegewebe eingedrungen ist, findet man ihn immer noch so gelagert, nach lateral nur von relativ wenigen Zellreihen bedeckt, während in dem Masse, wie man weiter nach distal kommt, in der Mitte die Epithelteile der Submaxillaris auftreten. So kann man denn Bilder zu Gesicht bekommen, wo man die Epithelien der Submaxillaris und die der Sublingualis monostomatica nebeneinander findet, eingebettet in ein und dasselbe Bindegewebe, nämlich in die Bindegewebskapsel der Submaxillaris. Während es nach der Untersuchung am Schwein den Eindruck machte, als ob die Kapselanlage der Submaxillaris nur für dieses Organ und die damit in Verbindung stehenden Gebilde, wie Nerven und Gefässe, bestimmt sei, geht nun aus dem eben gemachten Befunde ganz deutlich hervor, dass dies nicht allgemeine Gültigkeit haben kann, und zum mindesten nicht für die Submaxillaris der Maus gilt. So finden wir denn hier einen wesentlichen Unterschied in der Bildung der Organe bei verschiedenen Tieren.

Entsprechend diesen neuen Bedingungen wird man den Beziehungen der Kapsel zu dem umliegenden Bindegewebe in Zukunft weniger Bedeutung zumessen können, als den Veränderungen innerhalb der Anlage, die nun freilich hier nicht nur durch ein Organ, sondern durch zwei einander entgegenwachsende und sich sehr bald im Raum beengende Organe bedingt sind, so findet man denn auch demnächst die ersten Spuren dieser Einwirkung, und zwar in ganz grob mechanischem Sinne, man kann nämlich beobachten, dass am Ende der Sublingualis monostomatica, das ein wenig verdickt ist, sich eine Aufreihung von Bindegewebszellen ganz in der nämlichen Art findet, wie man das in früheren Stadien an der Submaxillaris resp. an den um das Ende derselben gelegenen Bindegewebszellen gefunden hat. Man sieht hier eine gewisse Anzahl von Bindegewebszellen, die in konzentrischen Reihen

um das Ende des Ganges angeordnet sind, freilich ist die Einwirkung nicht so stark wie an dem Ende des Epithelzuges der Submaxillaris früherer Stadien.

In bezug auf die Achsenrichtung der Zellen und die Abgrenzbarkeit des Bindegewebes gegen das Epithel gilt im allgemeinen das früher Gesagte, für die speziellen Verhältnisse der Sublingualis monostomatica ist das bei dieser Drüse zu beschreiben. Diese Zellanhäufung gewinnt an Bedeutung in dem Masse, wie man dem Teile des Gebildes näher kommt, der keine Beziehungen zur Submaxillaris mehr unterhält. Nach vorn zu findet die Kapsel der Submaxillaris ziemlich schnell ein Ende, und zwar findet sich die Spitze dieses walzenförmigen Gebildes zwischen Zungenmuskulatur und Meckelschem Knorpel, aber ersterer erheblich näher als letzterem, so dass die Spitze also an der Stelle liegt, wo der Nervus hypoglossus von unten kommend in die Zunge eintritt. Da nun die Sublingualis monostomatica mehr lateral gelegen ist, und sich das Bindegewebe auch hier noch findet, so kann man denn jetzt neben der Submaxillariskapsel noch eine zweite Bindegewebsanhäufung sehen, die durch eine relativ zellarme, im Bogen verlaufende Zone getrennt sind. Da nun daraus ohne Zweifel hervorzugehen scheint, dass die Sublingualis monostomatica ihrerseits auch das Bindegewebe selbständig zu beeinflussen imstande ist, wenn es auch freilich nicht zur Bildung einer Kapsel im allgemeinen Sinne kommt, so werden die gegenseitigen Beziehungen noch immer komplizierter und verwickelter. Man kann nun gar nicht mehr entscheiden, was auf die Wirkung der einen Drüse, und was auf die Einwirkung der anderen Drüse zu setzen ist, was einfache mechanische Kompression ist, und was weitergehender Beeinflussung zu danken ist.

Hiermit sind nun die gegenseitigen Beziehungen, speziell die dadurch im Bindegewebe hervorgerufenen Veränderungen gekennzeichnet, denn die Epithelzüge der Submaxillaris und

die der Sublingualis monostomatica kommen einander nicht so nahe, dass eine Beeinflussung des zwischen diesen beiden Organen gelegenen Bindegewebes zu sehen wäre. Erst in dem folgenden Stadium kann gezeigt werden, welche Verhältnisse hier Platz greifen.

Die sonstigen Veränderungen innerhalb der Kapsel sind unbedeutender Art, es sind im allgemeinen nur Weiterbildungen der Zustände des Vorstadiums, ohne dass es zur Ausbildung neuer Gesichtspunkte gekommen wäre. Die Anordnung um die Endkolben ist die nämliche wie zuvor, nur dank dem Umstande, dass die Endkolben, die jetzt einen deutlichen Hals haben, besser als solche in Erscheinung treten und sich andererseits einander so nahe kommen, dass sie sich fast berühren, kommt es dann, dass an diesem Punkte das Bindegewebe mitunter bis auf einige Zellen geschwunden ist. Dadurch leidet aber das Prinzip, dass die Bindegewebszellen die Endstücke in charakteristischer Weise umziehen, keineswegs, wenn dies auch nicht an allen Stellen gleich deutlich gesehen werden kann. In der Regel findet man an solchen Punkten nur 2 bis 3 Zellen nebeneinander, die zudem auch noch in ihrer Form beeinträchtigt sind, insofern sie lang und schmal erscheinen, und ganz den Eindruck machen, als seien sie durch die von den Endknospen ausgehenden Kräfte komprimiert worden. Jenseits dieser Stelle, also in dem Raume zwischen Endknospen, Hals und Hauptgang, bieten dann die Zellen wieder das gewohnte Aussehen und die übliche Anordnung. An manchen Stellen kommen die Endknospen einander so nahe, dass zwischen ihnen überhaupt keine Bindegewebszelle mehr gefunden wird, und dass es fast den Eindruck macht, als ob die beiden benachbarten Epithelhaufen miteinander direkt in Beziehungen stünden, das ist jedoch nirgends der Fall, denn man kann allerorten erkennen, dass jeder der betreffenden Endkolben ein in sich abgeschlossenes Gebilde ist.

Wenn früher gezeigt werden konnte, dass das Bindegewebe die Endknospen so umgibt, dass man aneinander stossende Kreisfiguren bekommt, so kann das zwar stellenweise auch noch gefunden werden, an den meisten Punkten wird es jetzt aber minder deutlich gesehen, und zwar aus dem Grunde, weil das Bindegewebe tief in die Spalten zwischen die einzelnen Epithelhaufen eindringt. Dadurch wird jede der Endknospen mehr ein in sich abgeschlossenes Gebilde. An den Stellen aber, wo die Trennung der Endkolben voneinander noch eine unvollständige ist, kann die Erscheinung genau so gut wie früher beobachtet werden. Daraus scheint mir nun hervorzugehen, dass wir es hier nicht mit einem speziellen Zustande der Entwickelung zu tun haben, sondern einfach mit mechanischen Verhältnissen, indem die Endknospen das Bindegewebe vor sich herschieben und so komprimieren, dass naturgemäss die Kompression da aufhören muss, wo keine Endkolben sind, also an den Stellen, wo sich die Einschnitte zwischen den Endkolben finden. Dadurch müssen dann auch die konzentrischen Kreise unterbrochen werden, und jeder Endkolben nimmt nun für sich die Stelle ein, die in früheren Stadien dem Ende des Hauptepithelganges zukam.

Der Hauptteil der Anlage der Submaxillaris erstreckt sich in den medialen Teil der Kapsel hinein, und dieser zeigt durch sein dichteres Gefüge denn auch ohne Frage sehr bald, dass er mehr dem Einflusse der Epithelien untersteht als die anderen Teile. Hier ist die Kapsel gut gegen die Umgebung abzugrenzen, weil sie sich sehr scharf gegen das umliegende Bindegewebe abhebt, auf jeden Fall sind die Verhältnisse hier viel typischer wie nach lateral, wo ein ganz allmählicher Übergang in die Umgebung festgestellt werden kann. Dies scheint mir nicht ohne Bedeutung zu sein, denn da medial auch die Epithelzüge der Submaxillaris liegen, lateral zurzeit aber kein Epithel gefunden wird, so glaube ich daraus entnehmen zu

können, dass die dichtere Lagerung als eine Bildung angesehen werden muss, die durch das Epithel bedingt wurde; das findet auch weiterhin dadurch eine Stütze, das an anderen Schnitten, an denen eben ein Eindringen der Sublingualis monostomatica in die Kapsel gefunden wird, und auf denen von der Submaxillaris noch nichts gesehen werden kann, eine wenn auch geringe Verdichtung des lateralen Teiles, also der Stelle, wo die Sublingualis monostomatica liegt, beobachtet wird. Trotz dieses Umstandes ist es hier nicht zu einer guten Umgrenzung der Kapsel gekommen.

In bezug auf die äussere Gestalt der Kapsel ist zu bemerken, dass eine besondere Formveränderung nicht stattgefunden hat. Nach vorn und oben zu, also nach der Stelle, wo sich der Ausführungsgang in die Kapsel einsenkt, ist eine Verlängerung dieser festzustellen, doch kann man nicht genau bestimmen, wie weit dieser Zipfel reicht, da er dann ganz allmählich in das lockere Bindegewebe übergeht, das den Hauptgang umhüllt, der nun gerade dadurch in seiner Bedeutung gehoben wird und so mehr den Charakter eines selbständigen Ausführungsganges erhält.

Der Teil des Ganges, der ausserhalb der Kapsel gefunden wird, hat nun seinerseits auch eine Veränderung des Bindegewebes hervorgerufen, und es wird in Zukunft ausser der Kapsel auch dieser Stelle einiges Interesse zugewandt werden müssen. Allerdings liegen hier die Verhältnisse ganz einfach und die Beeinflussung des Bindegewebes ist eine ziemlich geringe — wenigstens bis jetzt —, da es nur zur Bildung einiger konzentrischer Reihen von Zellen gekommen ist, und auch das ist nicht auf allen Schnitten deutlich und auch nicht an allen Stellen in dem gleichen Masse vorhanden, am besten ausgeprägt ist es an dem medialen und unteren Teile des Querschnittsbildes des Ganges, am wenigsten deutlich an dem lateralen Teile. Wenn man eine Parallele ziehen will zwischen

der Bildung der Kapsel und dieser Veränderung im Bindegewebe, wozu man vielleicht berechtigt ist, weil beides ja Bildungen sind, die durch das Epithel veranlasst wurden, so ist auffallend, dass in beiden Fällen die mediale Umgrenzung deutlicher, die laterale weniger ausgeprägt ist.

Was nun die Gestalt der einzelnen Zellen angeht, so ist darüber eigentlich nicht viel mehr zu sagen, wie in den früheren Stadien auch schon mitgeteilt wurde, denn die Gestalt wechselt von runden zu ovalen und länglichen bis zu ganz flachen Formen. Die den Epithelzügen vorgelagerten Zellen sind naturgemäss ganz platt und mit ihrer Längsachse senkrecht gestellt zur Achse des Zuges, ganz in Übereinstimmung mit früheren Stadien. Hier findet man denn auch eine etwas dichtere Lagerung der Zellen, die in dem Masse, wie man sich den Stellen nähert, wo kein Epithel gefunden wird, einer mehr lockeren Lagerung Platz macht. Damit ist denn auch eine Änderung der Zellform selbst verbunden, in dem Sinne, dass an den zuletzt genannten Stellen die einzelnen Zellenindividuen mehr rund sind.

Bislang sind immer nur Zellen gefunden worden, und es ist ohne Frage von Interesse, den Zeitpunkt festzustellen, wann zuerst Fasern auftreten und an welchen Stellen dies geschieht. Es liegt in der Natur der Sache, dass die Festigkeit des Gewebes durch die Fasern erhöht wird, und man wird demzufolge da zuerst das Auftreten dieser erwarten dürfen, wo an die Festigkeit des Bindegewebes besonders hohe Anforderungen gestellt werden, also an den Stellen, wo eine mechanische Kompression stattgefunden hat, mit anderen Worten also, wo die Zellen einander ganz nahe liegen. Es steht zu erwarten, dass im vorliegenden Stadium Fasern in der Kapsel gefunden werden, denn an anderen Stellen, z. B. im Canalis vertebralis, sieht man solche ganz deutlich ausgebildet, hier kann man sie bei der sehr losen Lagerung der einzelnen Bindegewebselemente ganz deutlich erkennen. Durch die enge Anordnung der Zellen

an der in Frage stehenden Stelle kommt es aber, dass das Auffinden einzelner Fasern zwischen den Zellenmassen wesentlich schwerer ist, und man findet nur bei ganz genauer Untersuchung an einzelnen näher zu bezeichnenden Punkten kleinste Fäserchen. Diese Stellen sind am Ende der Epithelzüge gelegen, zwischen den Endknospen und auch in der Nähe des Hauptganges. Die einzelnen Fasern sind ganz kurz, wenig gut begrenzt, nehmen auch die Farbe nur ungenügend auf, und sind daher in ihrer Form und Länge schlecht zu erkennen und gegen ihre Nachbarn nur ganz ungenau abzugrenzen. Man findet nun die Fasern sowohl einzeln als auch in Gruppen angeordnet, ersteres namentlich an den Stellen bedeutenden Zellreichtums, letzteres mehr an den Grenzen der Anlage. Über die Art der Entstehung der Faser aus den Zellen geht aus den Präparaten nichts hervor. Ein direkter Zusammenhang mit den Zellen kann an keiner Stelle gefunden werden, sie liegen einfach plötzlich in der Grundsubstanz, als ob sie aus dieser entstanden wären. Es macht ganz bedeutende Schwierigkeiten, diese Bindegewebsfasern von Nervenfasern zu unterscheiden, und es kann dies auch in vielen Fällen nicht mit Sicherheit durchgeführt werden. An anderen Stellen, wo das Gewebe lockerer liegt, ist die Beziehung der Faser zu der Zelle besser zu erkennen. Zurzeit kommt diesen Fasern noch keinerlei Bedeutung zu, denn so zarte Gebilde, wie sie jetzt noch sind, dürften kaum imstande sein, die mechanische Festigkeit zu erhöhen, später ändert sich das dann ganz bedeutend, und es ist zur Genüge bekannt, welche mächtigen Teile die hauptsächlich aus Fasern bestehenden Septen sind.

Es ist wohl anzunehmen, dass jetzt überall feinste Nervenfasern vorhanden sind, doch kann ein Zusammenhang mit dem Nervus lingualis fast in keinem Falle mit Sicherheit durchgeführt werden. Nur an den Stellen, wo sich der Nerv in unmittelbarer Nähe findet, kann man näheren Aufschluss bekommen.

Stadium VI. (Alex I.) Während in dem eben geschilderten Stadium das Bindegewebe in der Kapsel und das um dieselbe befindliche sich nur wenig voneinander unterscheidet, ist durch die divergente Entwickelung, die beide einschlagen, jetzt eine grössere Differenz bemerkbar. Wenn man das perikapsuläre Bindegewebe näher untersucht, das vor dem vorderen Ende der Kapsel gelegen ist, dann bietet es ohne Frage den Eindruck eines echten lockeren Füllgewebes: Man sieht Zellen und Fasern in verschiedener Anordnung und Zahl und kann Bindegewebszüge erkennen, die bald diese, bald jene Richtung einschlagen und offenbar unter dem Einfluss benachbarter Organe stehen, auf jeden Fall sind dies Streifen von Gewebe, die die einzelnen Organe untereinander verbinden sollen. Die Zellen haben sehr mannigfache Gestalt, sind aber an den Stellen, wo sich typische Züge ausbilden, fast durchgehends langgestreckt, oft mit weit dahinziehenden Enden. Ob diese nun untereinander anastomosieren oder frei enden, und ferner, ob aus diesen Stellen direkt Fasern entstehen, das ist eine Frage, auf die hier nicht näher eingegangen werden soll. Auf jeden Fall ist aber festzustellen, dass an diesen Stellen die Fasern ganz deutlich in Erscheinung treten, wenn sie auch noch nicht einseitig den Charakter des Bindegewebes bestimmen, so bilden sie, zum mindesten an dieser Stelle, doch einen integralen Bestandteil desselben. Irgend eine besondere Beziehung zu Gefässen kann nicht gefunden werden, wenngleich auch überall Querschnitte von Kapillaren zu erkennen sind; es scheint, dass dies nur die einfachen ernährenden Gefässe sind, nicht aber, dass sie nun irgendwelchen Einfluss auf die Bildung des Bindegewebes auszuüben imstande sind.

Wenn früher gezeigt werden konnte, dass die Sublingualis monostomatica an der Stelle, wo sie in die Kapsel eindringt, bestimmte Veränderungen an dieser hervorruft, so ist das jetzt noch deutlicher geworden dadurch, dass an dem vorderen

Ende der gemeinsamen Kapsel ein kleiner Höcker in der Oberflächenbegrenzung entstanden ist, der mehr lateral gelegen ist, und dem offenbar die Aufgabe zufällt, an der Sublingualis monostomatica entlang zu wachsen. Wenn man nun einen Schnitt untersucht, der gerade den allervordersten Teil dieser Stelle zeigt, dann sieht man im Bilde zwei voneinander unabhängige Bindegewebshaufen, deren einer direkt an der Anlage der Zunge gefunden wird, während der andere neben dem Meckelschen Knorpel gelegen ist, also ein wenig mehr lateral. Zwischen beiden Zellhaufen findet sich lockeres Bindegewebe von der oben näher beschriebenen Art, auch einzelne Kapillarbilder können gesehen werden. Das lockere Bindegewebe zwischen ihnen wird nach dorsal immer weniger, und an der Stelle, wo der Hauptast des Nervus hypoglossus an das Bindegewebspolster herantritt und in die Zunge Eingang findet, ist die Vereinigung eine vollkommene. Wenn auch der so entstandene Höcker in der Oberfläche der Kapsel nur ein kleiner ist und dadurch die Gestalt nicht so wesentlich geändert wird, wie durch den Einfluss anderer Organe, so ist dies doch ein Punkt, dem man ganz besondere Beachtung schenken muss, weil er eben dartut, dass die schon oben angedeutete Beeinflussung der Submaxillarkapsel durch die Sublingualis monostomatica immer weitere Fortschritte macht. Das ist auch noch deshalb interessant, weil die Kapsel, die ursprünglich auf einen Reiz der Submaxillaris hin entstanden ist, jetzt auch durch ein anderes Epithelorgan so weitgehend beeinflusst wird, dass man nicht mehr nur von einer mechanischen Kompression reden darf, sondern engere Beziehungen annehmen muss. Damit ist nun der Einfluss, der von der Sublingualis monostomatica ausgeht, noch nicht beendet, denn es findet, entsprechend einer Weiterentwickelung aus früherem Stadium, auch eine Kompression von Bindegewebsmassen statt, und das natürlich wieder an den Enden der Epithelzüge. Hier ist nun ein Unterschied

zu bemerken zwischen der Sublingualis monostomatica und der Submaxillaris, denn an den eben genannten Stellen ersterer Drüse ist die Kompression eine viel geringere als an den entsprechenden der zuletzt genannten. Wenn man also ein Präparat untersucht, das das Ende des Epithelzuges im Längsschnitt zeigt, dann findet man im Falle, dass es sich um das Ende der Submaxillaris handelt, dass etwa 4—6 Zellreihen, die an anderen Stellen den Epithelgang in ganz der gewohnten Weise umgeben, hier plötzlich auf einen viel engeren Raum zusammengedrängt liegen, und das gleich so stark, dass es oft schwer ist, die einzelnen Zellen gegeneinander abzugrenzen. Es dürfte wohl ausser allem Zweifel sein, dass auch die Gestalt der Zellen hierdurch beeinflusst wird, und zwar ganz in dem Sinne, wie das auch oben schon auseinander gesetzt worden ist, und wie es eben überall da gefunden wird, wo es sich um eine mechanische Kompression handelt. In dem anderen Falle, wenn also das Ende des Epithelganges der Sublingualis monostomatica eingestellt ist, dann findet man ein ähnliches Bild, denn hier sieht man etwa 4—6 Zellreihen zusammengepresst, doch ist der Raum, den diese Reihen einnehmen, ein etwa doppelt so grosser als wie bei der Submaxillaris, oder mit anderen Worten, die Kompression ist hier eine nicht so weitgehende, etwa nur eine halb so starke, wenn anders es erlaubt ist, aus dem Raum, den die Zellen für sich beanspruchen, einen Schluss zu ziehen auf den Druck, der zur Zellkompression geführt hat.

Folgerichtig müsste man nun auch eigentlich verlangen, dass die Zellformen an dieser Stelle nicht so weitgehend verändert sind, doch kann das aus dem Bilde nicht herausgelesen werden. Es spielen noch eine ganze Reihe anderer Faktoren mit hinein, von denen hier nur die Fasern und die Grundsubstanz genannt werden sollen. Es ist unmöglich, zwischen den so dicht gelagerten Zellen einzelne Fasern herauszufinden,

zumal sie überhaupt nur sehr mangelhaft die Farbe aufgenommen haben, noch schlimmer ist es mit der Grundsubstanz, denn da diese überhaupt ungefärbt ist, so kann man sie nicht sehen, und man ist allenfalls berechtigt, aus der Zellagerung mit grosser Vorsicht einen Schluss über die Menge zu ziehen, denn man kann wohl annehmen, dass der Raum, der nicht von Zellen und Fasern erfüllt ist, von ihr eingenommen wird. Eine direkte Beobachtung ist das freilich nicht.

Die eben geschilderten Bilder können natürlich auch an Querschnitten gesehen werden, nur mit dem Unterschiede, dass hier die komprimierten Bindegewebszüge die Epithelhaufen von allen Seiten gleichmässig umgeben. Je mehr terminal ein solcher Querschnitt gelegen ist, um so enger liegt das Bindegewebe rings um das Epithel, und um so deutlicher ist die Bildung.

Es liegt natürlich nahe, anzunehmen, dass von diesen Stellen aus das Bindegewebe eine entsprechende Anordnung entlang den ganzen Epithelgängen zeigt, dass also auch weiterhin sich Hüllen finden, die das Epithel scheidenartig umgeben. Solches sieht man aber nur ganz am Ende des Epithelganges, denn an allen Punkten, die ein wenig mehr oralwärts gelegen sind als die Terminalknospe, also an Stellen, die dem Halse oder gar dem Hauptgange zugehören, ist von einer derartigen Bildung, zum mindesten innerhalb der Kapsel, nichts zu finden. Bei dem ausserhalb der Kapsel gelegenen Teile liegen die Verhältnisse anders.

Benachbarte Endknospen kommen einander sehr nahe und berühren sich mitunter; es entsteht dadurch in der Weiterausbildung früherer Zustände ein dreieckiger Raum, der einerseits an die Endknospen, andererseits an das ausführende System grenzt. Dieser Raum ist natürlich mit Bindegewebe angefüllt, und ihm kommt ein besonderes Interesse zu, weil er zum Teil von dem anderen Bindegewebe abgetrennt ist und

nur vorne und hinten mit diesem in Zusammenhang steht. Man kann wohl mit Recht annehmen, dass dieser Raum unter besonderen Druckverhältnissen steht, denn entweder ist er einem erhöhten Drucke ausgesetzt, wenn er nämlich durch das Wachstum der begrenzenden Teile verkleinert wird, oder er steht unter einem relativ zu geringen Drucke, wenn nämlich durch das Wachstum des ausführenden Systems die Endknospen voneinander entfernt werden. In Rücksicht auf die weitere Entwickelung der Drüse scheint mir letzteres vorzuliegen, doch kann ein direkter Beweis für diese Anschauung weder an der Zellagerung, noch an der Form der einzelnen Zellen gefunden werden.

Sobald der Hauptgang aus der eigentlichen Kapselanlage heraustritt, wendet er sich nach medial, um nach seiner Mündungsstelle hinzuziehen. Auf diesem Wege ist er umkleidet von einer gewissen Menge von Bindegewebe, das naturgemäss einerseits mit der Kapsel, andererseits mit dem lockeren Bindegewebe der Zungenanlage in Zusammenhang steht. Eine Abgrenzung dieses umhüllenden Bindegewebszuges ist eigentlich nur nach medial hin möglich, wo der Unterschied gegen das sehr lockere Bindegewebe des Zungengrundes eine deutliche Differenz ergibt, denn nach lateral zu liegt das um die Anlage der Sublingualis monostomatica befindliche Bindegewebe, das mit ersterem so eng zusammenhängt, dass eine Abgrenzung unmöglich wird. Auch dies scheint mir wieder für die enge Zusammengehörigkeit beider Drüsen zu sprechen. Die Zellschicht, die den Gang umgibt, wovon man bald Längsschnitte, bald Querschnitte zu sehen bekommt, beträgt etwa 3—5 Zellreihen auf der medialen und etwas weniger auf der lateralen Seite.

Da, wo der Nervus lingualis dahinzieht, besteht eine gewisse Beziehung zu dem um diesen befindlichen Bindegewebe, indem beide sich mehr oder weniger miteinander verflechten.

Dasselbe gilt auch von einem grösseren unter dem Gang dahinziehenden Gefässe. Von dieser Stelle an bis zur Mündung findet sich lateral eine ziemlich dichte gleichmässigere Bindegewebsmenge, die ganz nahe an den Gang herantritt und ihn so umhüllt. In bezug auf Fasern ist zu sagen, dass solche hier jetzt schon an vielen Stellen ganz gut erkannt werden können, naturgemäss an den Punkten am besten, an denen die einzelnen Bindegewebselemente am weitesten auseinander liegen also am Rande der Kapselanlage, da wo sie gegen das umliegende Bindegewebe angrenzt, von da aus kann man sie einigermassen deutlich ein gewisses Stück weit in das eigentliche Kapselgewebe hinein verfolgen. Nicht ganz so klar liegen die Verhältnisse in der Umgebung der Sublingualis monostomatica, auch hier sieht man Fasern, und wie es scheint, sind sie in ziemlicher Menge vorhanden, nur können sie wegen der engen Lagerung der Zellen recht schwer erkannt und gegeneinander abgegrenzt werden. Trotzdem doch ohne Frage das Bindegewebe jetzt einen gewissen charakteristischen Zustand erreicht hat, trotzdem Fasern und Zellen in einer ganz bestimmten Form zu finden sind, so ist doch noch nirgends eine Spur eines Septums zu beobachten, jener charakteristischen Bindegewebsbildung, die später in so ganz bestimmter Form das Bild beherrscht. Es sind auch keine Anzeichen vorhanden, die auf eine Septenbildung hindeuten, wenigstens nicht im Bindegewebe.

Auf die feinere Struktur der einzelnen Zellen braucht wohl kaum näher eingegangen zu werden, es ist in dieser Beziehung nicht viel Neues zu melden, die einzelnen Zellen sind je nach der betreffenden Stelle ein wenig verschieden, rund, oval, länglich, auch mitunter an einer oder der anderen Stelle ein wenig ausgezogen. Der Kern ist dementsprechend meist rund und blasig, mitunter ein wenig flach, die Farbe wird im allgemeinen gut aufgenommen. Kernteilungsfiguren werden nicht reichlich gefunden, auf jeden Fall viel weniger als man vermutet.

Stadium VII. (Hahn I.) Jetzt ist der Zeitpunkt gekommen, wo sich der Endkolben der Sublingualis monostomatica geteilt hat, und damit im Zusammenhang findet sich auch eine Verlagerung der Drüse, in dem Sinne nämlich, dass der Raum zwischen ihr und der Submaxillaris in der Richtung von vorne nach hinten absolut ein wenig grösser geworden ist. Dadurch ist nun beiden Drüsen eine gewisse Freiheit in der Entwickelung gegeben, doch reicht das nicht aus, um eine Trennung des um sie befindlichen Bindegewebes zu bewirken; nach wie vor finden wir eine Vereinigung, wozu als komplizierender Faktor nun noch die Verlagerung der Submaxillaris kommt, und die von den Nachbarorganen ausgehenden, die Form der Kapsel immer mehr verändernden Einflüsse. In vielem ist noch der früher geschilderte Grundzug zu erkennen, so ganz besonders in der Anordnung der Bindegewebselemente um die Enden des Epithelzuges; man findet eine ringförmige Anordnung, indem die Querschnitte der Epithelzüge von konzentrischen Bindegewebsringen umgeben werden. Entsprechend dem Wachstum der Drüse sind diese breiter und stärker geworden, berühren und verflechten sich vielfach mit den Nachbarn. Ebenso wie die Endknospen ist nun auch der Hauptgang von einer gewissen Bindegewebsmenge flankiert, wenn auch nicht ganz in derselben Art.

Anders hingegen verhält es sich mit dem Ganglienzellenzug, der in der Nähe des Hauptganges in der nämlichen Richtung wie dieser dahinzieht. Hier findet sich nun eine derartige begleitende Bindegewebshülle nicht, und die Zellen des Bindegewebes liegen in der direkten Umgebung dieses Zuges ebenso ungeordnet, wie an allen anderen beliebigen Stellen der Bindegewebsmasse überhaupt; irgend eine bestimmte Verlaufsrichtung der Zellachsen kann nicht gefunden werden. Das ruft den Eindruck hervor, als ob die Veränderung des Bindegewebes um die Epithelteile herum nicht einfach eine mecha-

nische Kompression ist, denn dann ist kein Grund einzusehen, warum sie nicht auch um den Ganglienzellenzug herum Platz gegriffen hätte, der doch auch ganz analog dem Epithelgang in das Bindegewebe hineinwächst. Es scheint sich demnach hier um eine spezifische, vom Epithel ausgehende, das Bindegewebe treffende Reizwirkung zu handeln, und damit findet die oben gemachte Vermutung einer Spezifität des Reizes eine gewisse Stütze. Einer Möglichkeit muss freilich noch gedacht werden, die diese Erscheinung erzeugen könnte, wenn man nämlich annehmen will, dass der Ganglienzellenstreifen ebenso schnell wächst wie das Bindegewebe und auch in derselben Richtung, während die Epithelzüge teils eine andere Wachstumsrichtung haben, teils schneller wachsen müssten. In diesem Falle käme es dann freilich auch auf eine einfache mechanische Kompression heraus. Es wäre von Interesse zu untersuchen, ob sich ein gleiches auch an den Gefässen nachweisen lässt, doch sind diese im vorliegenden Stadium, wenn auch deutlich und reichlich genug vorhanden, doch noch nicht genügend ausgebildet, um in dieser Beziehung Verwendung finden zu können.

Obwohl nun jetzt die Zahl und die Bedeutung der Fasern mehr hervortritt, so ist es doch noch nicht zur Bildung typischer Septen gekommen. Zwar sieht man an bestimmten Stellen schon ganz deutlich, dass dereinst hier ein Septum entstehen wird, so z. B. an dem breiten Gewebsstreifen, der die Drüse von oben bis unten durchzieht und, in der Mitte des ganzen Organes gelegen, die prädestinierte Stelle für die Lage des Hauptganges, des Ganglienzuges, der Hauptgefässe usw. bildet. Dieser Fortschritt gegenüber einem früheren Stadium muss besonders bemerkt werden. Wir finden ja so häufig, dass der wirklichen definitiven Bildung ein Vorstadium vorausgeht, das diese Bildung zwar noch nicht zeigt, aber an bestimmten Veränderungen kann doch erkannt werden, dass hier ein neues, prinzipiell wichtiges Organstück entsteht. An der bezeichneten

Stelle liegen die Epithelteile weiter auseinander als an allen anderen Punkten, und es bildet sich so ein breiter mit Bindegewebe angefüllter Raum aus, in welchem die einzelnen Teile eine ganz bestimmte Anordnung zeigen, indem die Zellen mit ihrer Längsachse in der Richtung des Zuges verlaufen und Fasern, wenn sie sich finden, in demselben Sinne gelagert sind. Es stört die Einheitlichkeit des Bildes keineswegs, wenn dieser Bindegewebszug an einzelnen Stellen in seiner Struktur durch die Einlagerung gewebefremder Teile eine Veränderung erleidet. Erfahrungsgemäss liegen gerade solche in Septen eingebettet und laufen so zwischen den einzelnen Abschnitten bis zu der Stelle, wo sie in das betreffende Läppchen eintreten. Demnach ist es auch ganz gut begreiflich, dass an dem Punkte, wo die Gebilde am stärksten vertreten sind, zuerst ein Septum sich zu entwickeln beginnt. So kann man denn wohl die eben genannte Anordnung der einzelnen Bindegewebsteile in dem Sinne einer sich vorbereitenden Septenbildung erklären.

Hand in Hand mit diesen Veränderungen im intrakapsulären Bindegewebe finden sich nun auch solche in der Umgebung der Kapsel, also solche, die sich auf die Abgrenzung einerseits und den Zusammenhang mit den Organen der Umgebung andererseits beziehen. Je charakteristischer ein Organ ist, je mehr anatomische Eigenheiten es aufweist, je mehr es von der Umgebung verschieden ist, um so besser grenzt es sich von dieser ab. Das kann man nun nicht so ganz ohne weiteres auf den vorliegenden Fall übertragen, denn da die Kapsel ein bindegewebiges Organ ist, dieses Gewebe aber andererseits die Aufgabe hat, die Verbindung zwischen den einzelnen Organen herzustellen, so kann die Abgrenzbarkeit natürlich nur immer eine relative sein. Das bezieht sich sowohl auf alle folgenden Stadien, wie es naturgemäss auch für alle vorhergehenden Geltung hatte. Wenn man die Serien von dorsal her durchmustert, dann findet man, noch bevor man an die

eigentliche Drüse kommt, also bevor man noch Epithelteile in der Schnittebene sieht, einen Raum, der sich zwischen Zunge, Meckelschem Knorpel und Kiefermuskulatur ausbreitet und angefüllt ist mit lockerem Bindegewebe. Dieses Bindegewebe, das sich von dem anderer Stellen in keiner Weise unterscheidet, ausgenommen vielleicht nur durch eine etwas grössere Dichtigkeit, nimmt nach vorne zu einen immer bestimmteren Charakter an, was zum Teil durch die weiter zunehmende Verdichtung, zum Teil durch eine gewisse Abgrenzbarkeit zustande kommt, die ihrerseits bedingt ist durch das Auftreten von kleineren und grösseren Gefässen, die in Bogenform dahinziehen und die ungefähre Gestalt der Kapsel angeben. Je mehr man nun nach der Schnauzenspitze kommt, um so dichter wird die Struktur des Bindegewebes innerhalb des so begrenzten Raumes, ohne dass in dieser Beziehung eine scharfe Grenze gefunden werden könnte, es ist also der Übergang von Füllgewebe zur eigentlichen Kapsel ein ganz allmählicher, die Grenze somit eine unsichere. Sobald die Zone der Gefässe überschritten ist, ordnen sich die einzelnen Elemente des Bindegewebes so, dass sie parallel zur Begrenzung der Kapsel liegen, dadurch tritt dann ihre Form etwas deutlicher zutage.

Dieser birnförmige Raum ist nun der hintere Teil der Kapsel, in dem alsbald die letzten Epithelzüge erblickt werden. Da diese am Rande der Kapsel gelegen sind, so beeinflussen sie die Gestalt derselben natürlich bis zu einem gewissen Grade. Bald tritt nun die äussere Form der Kapsel immer deutlicher hervor, indem jenseits der begrenzenden Schicht ein mehr lockeres Gewebe auftritt, das uns dartut, dass z. B. nach lateral, also nach der Gegend der Wange resp. des Halses der Zusammenhang mit der Umgebung ein ziemlich loser ist. Nach vorne hin wird der Raum immer enger, und die einzelnen Gebilde rücken näher an die Kapsel heran und kommen ihr

teilweise so nahe, dass ein Einfluss von diesen auf jene und vielleicht auch umgekehrt wohl im Bereiche der Möglichkeit liegt. Im allgemeinen kann man sagen, dass die Begrenzung nach lateral, nach oben und unten dadurch nicht leidet, ja sogar nach vorne zu an Deutlichkeit gewinnt, während auf der ganzen Strecke der Zusammenhang mit der Zunge ein viel innigerer ist und hier eine Grenze teilweise überhaupt nicht gefunden werden kann. Je mehr beim Verfolgen der Schnitte der Drüsenkörper von der Zunge fortrückt, um so mehr geht das birnenförmige Schnittbild in ein rundes über, und damit wird die Abgrenzung der Kapsel nach allen Seiten deutlich. Schliesslich löst sich diese ganz von der Zunge ab, und nun schiebt sich zwischen beide Organe ebenfalls eine zellarme Zone ein, ganz analog, wie wir sie zuvor für andere Stellen beschrieben haben. Die Anordnung der einzelnen Elemente an dieser Stelle tut dar, dass es sich um ein die Kapsel und die Zunge verbindendes Füllgewebe handelt. Nach vorne zu verjüngt sich das Querschnittsbild immer mehr, so dass die Kapsel hier ziemlich spitz ausläuft. Nach Verschwinden der vordersten Epithelteile findet sie aber nicht so schnell ihr Ende wie am hinteren Pol, demzufolge ist der dorsale mehr breit, der vordere mehr spitz. Vor dem vorderen Ende findet sich, ähnlich wie am dorsalen, ein lockeres Bindegewebe vorgelagert.

Wenn es nun erlaubt sein soll, über die Fasern des Bindegewebes noch einige Worte zu sagen, so ist da etwa folgendes zu bemerken. An jener Stelle, wo Gefässe — wie das oben beschrieben wurde — an der Umwandung der Kapsel teilnehmen, findet man ein so lockeres Gewebe, dass man die einzelnen Elemente ganz gut voneinander trennen kann. Man sieht nun hier zwei Arten feiner linienförmiger Gebilde, von denen die einen an allen Stellen, die anderen aber nur da gefunden werden, wo die Bindegewebszellen ein wenig enger liegen, also an den Punkten, die sich in der Umgebung von

Epithelteilen finden, hier ist, wie das oben ausgeführt wurde, das Gewebe unter abnorme Druckverhältnisse gekommen. An der bezeichneten Stelle findet man ganz deutliche Fasern von wechselnder Breite und einem im allgemeinen geschlängelten Verlauf. Es scheint, als ob die Fasern sich aus dem Protoplasma des Zelleibes entwickeln, denn vielfach sieht man ein direktes Ineinanderübergehen. So erklärt sich denn auch der nicht seltene Befund, dass der Leib einer Zelle an einer Stelle ausgezogen erscheint und, indem er sich ganz allmählich immer mehr zuspitzt, in einen äusserst feinen Faden ausläuft. Gewöhnlich gehen die Fasern in der Zweizahl von dem Zelleib aus, und zwar immer in einander entgegengesetzter Richtung, so dass der Zellkern in der Mitte des ganzen Gebildes gelegen ist. Vielleicht gehen auch noch mehr Fasern aus einem einzigen Zelleibe hervor, doch sind sie dann durch die Schnittführung und durch die Art der Projektion verdeckt. Die Länge dieser Fasern ist sehr verschieden. Die Begrenzung gegen die Umgebung ist eine gute, und man kann die Kontur allenthalben als scharfe ziemlich glatte Linie erkennen; das ist zum Teil auch bedingt durch die gute Färbbarkeit der Fasern. An den Stellen, wo sie enger liegen, wie z. B. in der direkten Umgebung der Epithelhaufen, kann man sie kaum gegeneinander abgrenzen. Sie sind mitunter so eng gelagert, dass sie den Querschnitt des Epithelzuges scheidenartig umgeben. Da, wo mehrere Epithelhaufen gelegen sind, finden sich solche Fasern auch zwischen den einzelnen Haufen. Ob die Enden zweier benachbarter Fasern direkt miteinander in Verbindung stehen, kann ich nicht entscheiden, es macht zwar mitunter den Eindruck, als ob sie ineinander übergehen, doch glaube ich, dass das nur durch die Übereinanderlagerung zustande kommt, und dass eine derartige Verbindung in Wirklichkeit nicht besteht.

Die zweite Gruppe von Fasern, die sich in dem zuerst genannten Gebiete findet, ist ein Gebilde ganz anderer Art,

denn es sind das meiner Meinung nach keine eigentlichen Bindegewebsfasern, sondern geronnene Teile der Grundsubstanz, es sind äusserst feine spinnengewebsartige Fäden, die, ohne eine bestimmte Beziehung zu den Zellen aufzuweisen, ziemlich gleichmässig verbreitet sind. Sie sind viel feiner als die eigentlichen Bindegewebsfasern, von unbeständigem Verlaufe, auch ist ihre Kontur nicht so deutlich, schliesslich ist auch die Farbe, die sie annehmen, eine ganz andere als bei den eigentlichen Bindegewebsfasern. Sie hängen vielfach untereinander zusammen und bilden grössere und kleinere Maschen. Beziehungen zu Zellen, aus denen sie entstanden sein könnten, haben sie nicht. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass diese von den wirklichen Bindegewebsfasern ganz verschiedene Gebilde sind, und es ist wohl ebenso einleuchtend, dass es sich hier nur um eine durch die Fixation veränderte Grundsubstanz handeln kann. Wenn ich trotz alledem so ausführlich darauf eingegangen bin, so liegt der Grund dafür darin, dass es die erste Stelle ist, wo bestimmte Aussagen über das Vorhandensein der Grundsubstanz gemacht werden können. Denn wenn es sich auch um ein Kunstprodukt handelt, hervorgerufen durch die eiweissfällende Kraft der angewandten Chemikalien, so kann man sich dadurch doch ein gewisses Urteil über die Menge der Grundsubstanz und vielleicht auch über ihre Eigenschaften bilden.

Stadium VIII. (Karl a I.) Bis zum kommenden Stadium ist eine nennenswerte Weiterentwickelung im Bindegewebe kaum eingetreten, und nur an drei Stellen findet sich überhaupt eine Veränderung, das ist einmal in der Mitte der Anlage, da wo sich das Hauptseptum ausbildet, dann am vorderen Ende der Kapsel, wo ein an Epithelteilen leerer Abschnitt weit nach vorne reicht, und schliesslich in der Umgebung des freien Teiles des Hauptganges.

Was nun die erste Stelle betrifft, so ist zu sagen,

dass sich hier jetzt ein deutliches Hauptseptum findet, das die ganze Anlage der Drüse durchzieht, und das einen Umfang hat, der durch die Bedeutung der eingelagerten Teile bestimmt ist. Auch an den Stellen, wo sich solche eingelagerten Gebilde, wie Nerven, Gefässe usw. nicht finden, ist doch die hervorragende Stellung dieses Bindegewebszuges gegenüber den anderen deutlich. Es ist schon oben angedeutet worden und muss hier noch einmal hervorgehoben werden, dass die Entwickelung des Bindegewebes der Drüse überhaupt, und mithin natürlich auch die der Septen, eine recht schwache ist, und z. B. ganz erheblich hinter der des Schweines zurücksteht, wo die Septen so deutlich ausgeprägt sind, dass sie das ganze Bild zu beherrschen schienen. Von diesem Unterschiede in der Bildung werden die Septen wohl in höherem Masse getroffen als das übrige Bindegewebe. An der besagten Stelle sieht man das Bindegewebsband durch die Drüse hindurchziehen, auf diese Weise die Epithelteile der einen Seite von denen der anderen trennend, nach vorne und unten nimmt das Band an Umfang ab, und dadurch rücken dann auch die einzelnen Teile näher aneinander heran. Dieses Hauptseptum bildet das feste Gerüst für die ganzen bindegewebigen Teile der Drüse, und man darf es wohl, da es zuerst entsteht, als primäres Septum bezeichnen. Hierdurch werden natürlich zwei Bezirke der Drüse erkennbar, die man in Anlehnung an die Nomenklatur von Flint als primäre Läppchen zu bezeichnen hat. Soviel mir scheint, sind die beiden primären Läppchen in bezug auf Grösse und Inhalt nicht ganz gleich, denn wenn auch die Bilder, die man bekommt, ziemlich symmetrisch aussehen, so darf man nicht vergessen, dass an das laterale Läppchen ein Teil der Glandula sublingualis monostomatica angelagert ist, und dass es in diesem Stadium schwer, mitunter direkt unmöglich ist, zu unterscheiden, ob ein bestimmter Epithelhaufen zur Submaxillaris oder zur Sub-

lingualis monostomatica gehört, denn prägnante histologische Unterschiede sind zur Zeit noch nicht vorhanden.

Von diesem primären Septum gehen dann später sekundäre Septen aus, die von der Mitte nach dem Rande der Anlage zu verlaufen. Hierzu ist es in dem vorliegenden Stadium noch nicht gekommen, was vielleicht mit der mangelhaften Ausbildung einer sekundären Kapsel in Zusammenhang stehen mag. An einigen Stellen findet sich zwischen Haufen benachbarter Epithelteile etwas mehr Bindegewebe wie an anderen Stellen, und es ist wohl anzunehmen, dass an diesen Punkten die Septenbildung weiter fortschreitet, dass wir hier also neue Bildungs- und Wachstumszentren zu suchen haben.

Zu dieser Zeit ist die Abgrenzbarkeit der Kapsel eine relativ gute, und nur an wenigen Stellen ist die Grenze so unscharf, dass sie nicht gezogen werden kann, das steht natürlich mit dem Eindringen von Nerven und Gefässen in Zusammenhang.

In bezug auf den vorderen Teil der Kapsel ist zu bemerken, dass er sich erheblich weiter nach vorne zu erstreckt, als man nach dem Epithelbefund annehmen sollte. Zwar konnte schon früher gezeigt werden, dass er relativ weit nach vorne reicht, jedenfalls mehr, als es nach physikalischen Grundsätzen der Epithelteile notwendig gewesen wäre. Auch beim Schwein fand sich ein Nämliches, freilich nur in früheren Stadien. Warum nun hier eine Verlängerung nach vorne stattgefunden hat, und zwar in ganz bedeutendem Masse, kann nicht entschieden werden, es lassen sich weder im Epithel, noch im Bindegewebe selbst, noch in den Organen der Umgebung Gründe dafür finden. Hier löst sich die Kapsel zum Teil mehr von ihrer Umgebung ab als an allen anderen Stellen, geht aber doch ganz vorne wiederum kontinuierlich in das allgemeine Füllgewebe über.

Der Ausführungsgang der Drüse, soweit er nicht innerhalb der Kapsel verläuft, hat nur eine sehr geringe bindegewebige Begleitung, denn in dem vordersten Teil, also nahe seiner Mündung, haben sich die Verhältnisse in dieser Beziehung nicht weiter sondern eher zurückgebildet, denn es finden sich nur ganz wenige Fasern und Zellen, die den Gang schalenartig umgeben. Durch seine nachbarlichen Beziehungen zum Ductus sublingualis kommt es dann, dass ein Teil dieses eben genannten Bindegewebes beide Gänge gemeinsam umhüllt. Weiter hinten liegen beide Organe mehr auseinander, und hier findet sich denn auch etwas mehr umhüllendes Bindegewebe. Da, wo der Gang in das Hauptseptum eintritt, steht natürlich dieses mit dem umhüllenden Bindegewebe des freien Gangteiles in direktem Zusammenhange.

Stadium IX. (Otto I.) Die eben angedeutete Bildung sekundärer Septen macht nun schnell Fortschritte, und wenn auch diese Gebilde zunächst noch keine sehr bedeutende Rolle spielen, so wird doch durch die Deutlichkeit ihres Auftretens gezeigt, dass die einmal eingeschlagene Richtung weiterhin verfolgt wird. Die am Ende eines Astes des Hauptganges befindlichen Epithelteile liegen so dicht beieinander, dass man sie als einen einheitlichen Komplex auffassen kann, was ganz besonders dadurch deutlich wird, dass sie von den entsprechenden eines anderen Seitenastes, die ebenfalls zu einer Gruppe geordnet sind, genügend räumlich getrennt sind. So erhält man dann kleine Bezirke von wechselnder Form und Gestalt, die durch Bindegewebe voneinander geschieden werden. Dieses Bindegewebe ist die Anlage der sekundären Septen. Von dem Mittelseptum gehen diese ziemlich geradlinig nach der Peripherie hin, stehen somit an dem einen Ende mit diesem, an dem anderen mit der sekundären Kapsel in Verbindung. Letztere ist freilich noch sehr schwach ausgebildet und besteht fast überall nur aus 1—2 Reihen von Zellen mit den dazu ge-

hörigen Fasern. Demzufolge kann auch die Verflechtung an dieser Stelle nicht so stark sein wie an der Vereinigungsstelle mit dem Hauptseptum. Dies kommt dadurch zustande, dass die Septen an dem betreffenden Punkte breiter werden und die einzelnen Elemente, die ursprünglich nebeneinander lagen, jetzt nach entgegengesetzten Richtungen ausbiegen, eine Erscheinung, die an der Kapsel aus naheliegenden Gründen weniger deutlich ist als am Hauptseptum.

Der räumliche Inhalt der einzelnen Läppchen ist ganz verschieden und richtet sich nach der Menge der darin vereinten Epithelteile; ebenso ist auch die Gestalt nicht immer die gleiche, so sind die in der Mitte gelegenen mehr lang gestreckt und schmal, federkastenartig, die am vorderen und hinteren Ende gelegenen aber mehr kalottenförmig, dazwischen finden sich alle nur denkbaren Übergänge. Zu dieser Zeit sind die sekundären Septen alle relativ einfach gebaut und zeigen noch keinerlei Tendenz zur Bildung von Seitenzügen. Daher kann man auch ganz deutlich erkennen, dass die in einem Läppchen gelegenen Epithelteile direkt mit einem Ast des Hauptstammes in Verbindung stehen. Ebenso scheint zu jedem Läppchen immer nur e i n Epithelgang zu gehören. Dies ist wichtig festzustellen, denn später wird es vielfach schwierig, zu erkennen, wie die Ausflussrichtung des Sekretes ist. Die Bedeutung, die man den Septen zumessen muss, ist jetzt noch nicht klar zu bestimmen, denn diese sind noch ganz zarte Gebilde und offenbar nicht imstande, irgend einen mechanischen Druck auszuüben oder einen solchen auszuhalten, diese Funktion können sie erst später übernehmen, wenn sie voluminöser und im Aufbau straffer geworden sind; freilich haben sie auch noch eine andere Aufgabe zu erfüllen, die man nicht ausser acht lassen darf, das ist die Einhüllung der Nerven, Gefässe und Ausführgänge, soweit diese nicht innerhalb der einzelnen Läppchen verlaufen.

Es scheint, dass die Septen entstanden sind durch einen von den Epithelien ausgehenden Reiz, und dass sie zur Zeit noch ganz unter dem Einfluss dieser stehen. Späterhin ändert sich das dann in der bekannten Weise, und sie beeinflussen ihrerseits das Wachstum der Epithelgänge. Ein Ähnliches gilt auch für die Submaxillaris des Schweines. „Wenn[1]) wir annehmen, dass die Bildung durch den Reiz, den ein anderes Gewebe auf das Bindegewebe ausübt, die Veranlassung zu der Entstehung dieser Züge und Septen abgibt, dann kann kaum ein anderes Gebilde in Betracht kommen als nur die Epithelzüge, weil alle anderen zu weit entfernt sind, und weil ferner das Bindegewebe das einzige ist, das eine nähere Beziehung zu den Epithelien unterhält. Ein Punkt freilich muss noch hierbei berücksichtigt werden, nämlich die Gefässe und Nerven, doch muss man dies zurückweisen, da beide Gebilde zu dieser Zeit noch eine viel zu untergeordnete Rolle spielen, als dass man sie für die Entstehung einer so wichtigen Bildung, wie es die Septen sind, verantwortlich machen könnte. Dass andererseits diese Züge auch eine rückwirkende Kraft auf die Richtung, in der die Epithelzüge wachsen, ausüben können, ist mechanisch leicht denkbar, da sie einfach durch ihre Festigkeit der Ausbreitung der Epithelien einen gewissen Widerstand entgegensetzen. Der erste Anlass zu dieser Veränderung im Bindegewebe geht also vom Epithel aus, das dauernd, wie in so vielen anderen Fällen, auch hier massgebend für Form und Gestalt eines anderen Gewebes ist. Zum Vergleich sei hier nur an den Pulpawulst erinnert, dessen obere Begrenzung durch die Anordnung der Epithelzellen bedingt ist." Wenn so bis zu einem gewissen Grade Übereinstimmungen gefunden werden, so kann man wohl annehmen, dass es sich hier um prinzipiell Gleiches

[1]) Nr. 42. S. 60 und 61.

handelt, wenn auch im Einzelfalle der verschiedenen Spezies Abweichungen gefunden werden. Die ganze Septenbildung bei der Maus ist zarter und feiner, ganz übereinstimmend mit den anderen Befunden am kapsulären und perikapsulären Bindegewebe.

Innerhalb der einzelnen Läppchen findet sich nun natürlich auch noch Bindegewebe, das sich als Füllmasse einfach zwischen den Teilen ausbreitet und offenbar die Aufgabe hat, den Raum auszufüllen, und teils eine bestimmte Anordnung zeigt und in diesem Falle schalenartig die einzelnen Gebilde umgibt, teils einfach lose ausgestreut ist. Erstere Anordnung findet sich zunächst an den Epithelteilen, in viel geringerem Masse — an manchen Stellen überhaupt nicht — an dem Gebilde anderer Gewebsstruktur. Damit sind nun alle drei Arten des Bindegewebes, die sich aus der primären Kapselanlage entwickeln, entstanden, nämlich die definitive Kapsel als alles umhüllende Schicht, die Septen als das feste Innengerüst und das in dem Läppchen gelegene Füllgewebe. Zunächst nimmt das letzte noch den breitesten Raum ein, in dem Masse aber, wie die Entwickelung der Epithelteile voranschreitet, wie mehr und immer mehr spezifisches Gewebe auf einem vorgeschriebenen Raume zusammengedrängt wird, schwindet das Füllgewebe, da seine Aufgabe erledigt ist. Dieser Zustand ist von dem vorliegenden noch weit entfernt, denn zwischen beiden liegt die ganze Strecke der definitiven Entwickelung der Epithelteile und der grösste Teil der mechanischen Beeinflussung der einzelnen Gewebe, Organe und Organteile untereinander.

Die Abgrenzung der Kapsel gegen das umliegende Bindegewebe ist eine ziemlich unsichere, einmal deswegen, weil die sekundäre Kapsel überhaupt nur ganz schwach ausgebildet ist und an manchen Stellen nur aus wenigen Reihen von Zellen und Fasern besteht, dann aber auch, weil der Übergang in das allgemeine perikapsuläre Bindegewebe vielfach ein ganz all-

mählicher ist; nach medial und oben (auf dem mikroskopischen Schnitte) ist der Zusammenhang ein ganz besonders inniger, und hier ist es überhaupt unmöglich zu entscheiden, wo die Grenze der Kapsel zu suchen ist. Da, wo Nachbarorgane dicht an die Kapsel herantreten, wird hierdurch teilweise eine Begrenzung ermöglicht.

Wenn es nun erlaubt sein soll, noch mit einem Worte auf die Zellen einzugehen, dann ist dem früher Gesagten nur wenig hinzuzufügen, die Gestalt der einzelnen Zellen ist eine wechselnde, den jeweiligen örtlichen Verhältnissen entsprechend, denn da, wo die Zelle viel Platz zur Verfügung hat, also in den lockeren Teilen der Septen, zeigt sie zumeist eine rundliche, selten längliche Gestalt, mitunter sind die Enden auch ein wenig ausgezogen. Dementsprechend ist auch der Kern geformt, rund bis oval, mitunter auch länglich, da aber, wo der Raum enger ist, ganz speziell, da wo sich einige wenige Zellen zwischen Epithelteile einschieben, findet man ganz schmale und langgestreckte Formen. Zumeist liegen hier die Zellen so dicht beieinander, dass man die einzelnen nicht gegen ihre Nachbarn abgrenzen kann, und man ist vielfach gezwungen, aus der Gestalt der Kerne indirekt die Form der Zellen zu bestimmen. Selbst da, wo Bindegewebskerne ganz eng beieinander liegen und sich in direkter Nähe von Epithelkernen befinden, kann eine Trennung beider Arten immer leicht durchgeführt werden, denn einmal ist die Epithelzelle erheblich grösser als die Bindegewebszelle, dann hat aber auch der Kern eine andere Gestalt; hierzu kommt noch die charakteristische Lagerung, die beim Bindegewebe immer so orientiert ist, dass sie annähernd die Richtung einer Tangente zu den runden Epithelbildern zeigt, bei den längs getroffenen Epithelteilen aber parallel zu diesen dahinzieht. Daraus scheint mir hervorzugehen, dass die einzelnen Zellen langgestreckt, wie angeklebt, an den Epithelsäulen liegen, dabei aber nicht in ihrer

einfachen Gestalt verändert sind und auf keinen Fall etwa über die Fläche gekrümmt sind oder gar eine Art Hohlrinne bilden. Endlich sei noch erwähnt, dass die Epithelzellen viel glasiger aussehen als die Bindegewebszellen.

Entsprechend der Vermehrung der Fasern im Bindegewebe wird die Verhältniszahl immer mehr zugunsten letzterer verschoben, was natürlich den Vorteil der grösseren Festigkeit des Gewebes mit sich bringt. Auffallend ist die langgestreckte Form einiger Zellen der sekundären Kapsel, die an einer Stelle gefunden wird, wo die Zellen so lose liegen wie an keinem anderen Punkte der gesamten Anlage; mechanische Verhältnisse können hier kaum in Frage kommen, und es muss zunächst noch offen bleiben, wodurch dieses bedingt sein kann.

Stadium X. (Wilhelm I.) Die eben geschilderten Zustände bleiben auch in diesem Stadium noch ganz dieselben, und man kann zunächst keine besondere Weiterentwickelung erwarten, wenn man bedenkt, dass das Bindegewebe viel weniger Veränderungen durchzumachen hat wie das Epithel, ganz besonders auch noch hier bei der Maus, wo ihm überhaupt keine so bedeutende Rolle zukommt wie z. B. beim Schweine. Da nun im vorliegenden Präparate die Schnittführung eine etwas andere ist wie im vorhergehenden, so kommen einige Punkte hier deutlicher zutage, und darauf soll auch mit einem Worte näher eingegangen werden.

Es ist zunächst festzustellen, dass die Läppchen an Querschnittsbildern der gesamten Drüse ebenso wie an Längsschnittbildern annähernd symmetrisch um den Hauptausführungsgang angeordnet sind, mit anderen Worten, dass dieser also tatsächlich ziemlich genau in der Mitte des ganzen Gebildes zu finden ist. Hier stehen die einzelnen Läppchen untereinander in Verbindung, was eben durch die Lage des Hauptseptums bedingt ist. Man kann hier auch erkennen, dass die Läppchen alle ziemlich den gleichen Inhalt an Epithelteilen

haben und demnach wohl alle untereinander als gleichwertig angesehen werden können. Die Verlaufsrichtung der kanalisierten Teile der Epithelgänge ist meist eine zentripetale, nur selten sieht man einen Kanal in anderer Richtung dahinziehen. Das scheint mir einmal für die Einfachheit des Mechanismus des Sekretabflusses zu sprechen, dann aber auch dafür, dass die Verhältnisse noch relativ primitive sind, denn wir wissen, dass in der Drüse des erwachsenen Tieres die Kanäle in allen nur denkbaren Richtungen verlaufen. Gleichzeitig geht daraus aber hervor — und das ist hier in bezug auf das Bindegewebe das Wichtigste —, dass das Bindegewebe die Epithelzüge in ihrem Verlaufe noch nicht beeinflusst hat und zunächst auch noch nicht beeinflussen kann. Mehr nach vorne zu verschwindet das eigentliche Mittelseptum, man sieht nun zwei untereinander wohl gleichwertige Läppchen liegen, deren jeder einen eigenen ausführenden Kanal zeigt, der sich letzten Endes auch in den Hauptkanal ergiesst. Es sind dies offenbar die vordersten Teile der gesamten Drüse, und nicht etwa eine besondere Neuerwerbung.

Stadium XI. (F. W. I.) Entsprechend dem feinen Aufbau des Bindegewebes im allgemeinen finden wir auch im nächsten Stadium wiederum äusserst zarte Verhältnisse. Das Wesentlichste ist wohl das Auftreten tertiärer Septen, die allerdings an den meisten Stellen so dünn sind, dass man sie kaum mit diesem Namen belegen darf, denn es sind eigentlich nur feinste Bindegewebszüge, die einzelne benachbarte und zusammengehörige Teile des Epithels umschliessen, und nur dadurch, dass die Zellen und Fasern eine ganz bestimmte Anordnung haben, dartun, dass es sich hier um ein organisiertes Bindegewebe handelt und nicht um einfaches Hüllgewebe wie an so vielen anderen Stellen (cf. Fig. 23). Diese tertiären Septen gehen von den sekundären ab, und zwar in ganz der nämlichen Art, wie das auch für die Abzweigung der sekun-

dären von dem primären beschrieben wurde, es findet sich demnach hier letzten Endes nur eine Wiederholung früherer Stadien.

Dass dadurch das ganze Gebilde komplizierter wird, ist ohne weiteres klar, denn in dem bisher einheitlichen sekundären Läppchen entstehen durch die Ausbildung der tertiären




Fig. 23.

Septen neue kleinere Bezirke, die tertiären Läppchen, die in ihrer Form sich an die sekundären Läppchen anlehnen und im Bilde bald länglich, bald mehr kappenartig erscheinen. Zu jedem tertiären Läppchen gehört natürlich ein Zweig höheren Grades der Epithelgebilde wie zu dem sekundären Läppchen, d. h. der in letzteres eintretende Teil des ausführenden Systems teilt sich in soviel Äste, wie tertiäre Läppchen vorhanden sind, weil alles innerhalb eines tertiären Läppchens entstandene

Sekret durch einen Kanal in den dazu gehörigen Ast niederer Ordnung abgeführt wird. Auch dies ist schliesslich nur eine Weiterführung bereits angedeuteter Verhältnisse in vorgeschriebenen Bahnen.

Aus dem Auftreten tertiärer Septen kann man mit Vorsicht bis zu einem gewissen Grade Schlüsse ziehen auf den Fortgang in der Entwickelung der Epithelteile, und man kann wohl zum mindesten sagen, dass jetzt bereits Gänge dritten Grades vorhanden sein müssen, denn sonst wäre eine Bildung tertiärer Läppchen nicht denkbar.

Es muss auch erwähnt werden, dass eine höhere Gangteilung wie eine dreifache mit der Bildung tertiärer Läppchen nicht unbedingt in Widerspruch stehen muss, dass also in dieser Beziehung eine Weiterentwickelung wohl denkbar ist. Obwohl diese tertiären Septen nun ganz feine zarte Gebilde sind, so muss man ihnen doch offenbar eine gewisse Beeinflussung des Epithels zusprechen, denn an keiner Stelle findet man auch nur eines dieser Septen durchbrochen; weder ein Epithelgang noch ein Nerv oder Gefäss gehen auf diesem Wege von einem Läppchen in das andere über; nur an den Stellen, wo die Septen zusammenhängen, stehen auch die zugehörigen Gänge, Nerven und Gefässe miteinander in Verbindung.

Bei der Betrachtung dieser feinen Septen will es wenig wahrscheinlich erscheinen, dass sie mechanisch einen bedeutenden Widerstand auszuhalten imstande sind, und man ist dann gezwungen, für dieses eigenartige Phänomen eine andere Erklärung zu suchen. Bei anderen Tieren spielt diese mechanische Festigkeit aber dennoch eine gewisse Rolle, wie aus der Untersuchung über die Submaxillaris des Schweines hervorgeht. Hier sieht man mitunter, wie ein Epithelgang dem Bindegewebszug ausweichen muss; man ist demzufolge vielleicht berechtigt, hier bei der Maus einen ähnlichen Prozess anzunehmen.

Die Läppchen dritter Ordnung sind vielfach denen zweiter und erster Ordnung ähnlich, denn genau wie damals findet man auch in diesen ein Bestreben der Endknospen, sich peripher zu stellen, während der ausführende Gang in der Mitte verläuft; freilich tritt das nicht so deutlich in Erscheinung, weil die tertiären Läppchen kleiner sind als die sekundären und daher auch nicht so viele Epithelteile enthalten, es kann demnach auch in dieser Beziehung eine Parallele gezogen werden. In ganz ähnlicher Weise hat sich auch seiner Zeit Flint geäussert.

Mit der Entwickelung tertiärer Septen steht nun eine Reihe kleiner Veränderungen im übrigen Bindegewebe in Zusammenhang, das ist zunächst das Breiterwerden des Hauptseptums und das Längerwerden der sekundären Septen. Ersteres hat an Länge kaum zugenommen, die Drüse aber ist dennoch in der Richtung dieses weiter gewachsen. Da sich nun aber auch hier eine Felderung zeigt, so war das nur dadurch möglich, dass zum Teil neue Septen entstanden sind, zum Teil die schon vorhandenen sich durch Längenwachstum vergrösserten. Wichtig ist, dass am Ende des Hauptseptums, gewissermassen in dessen Verlängerung, sich neue Septen gebildet haben, und diese sind es eben, die ein Wachstum der Drüse in die Länge ermöglichten. Die am Ende befindlichen Septen sind nicht so straff und gerade gebaut wie die anderen sekundären Septen, sie zeigen hingegen vielfach Biegungen und überhaupt im ganzen einen gewellten Verlauf. So bekommt man denn Bilder der Drüse zu Gesicht, die nur sekundäre und tertiäre Septen zeigen.

Die Verflechtung der Septen an ihren Endstellen ist ganz entsprechend der der sekundären, nur dass alles viel zarter und feiner ist.

Zusammenfassend kann man über die Entstehung der Septen sagen, dass sie sich aus dem allgemeinen Füllgewebe der primären Kapselanlage dadurch bilden, dass eine be-

stimmte Anordnung unter den einzelnen Elementen entsteht, dass die Achsen der Fasern und Zellen in einer bestimmten Richtung verlaufen, dass die Elemente dichter aneinander rücken, und dass die Fasern schneller an Zahl zunehmen wie die Zellen. Die Bedeutung der Septen ist in erster Linie eine stützende, indem sie eine Art Innenskelet der Drüse bilden, dann aber auch eine einhüllende, indem sie die zu dem betreffenden Läppchen ziehenden Organe und die von ihnen kommenden allseitig umgeben. Die Gestalt eines Septums ist die einer Wand, jedoch meist nicht mit geradem, sondern gewelltem Verlaufe, häufig auch mit Vorbuckelungen nach der einen oder der anderen Seite, an ihrem freien Ende stehen sie in Verbindung mit anderen Septen oder auch mit der Kapsel, ihre Breitseite kehren sie dem Läppchen zu.

Trotzdem durch das Auftreten der tertiären Septen ohne Frage an die sekundäre Kapsel neue Anforderungen gestellt werden, hat diese nicht an Masse zugenommen, auch die Festigkeit des Gebildes ist keine grössere geworden. Ausgenommen der Umstand, dass die Kapsel jetzt einen etwas grösseren Raum umspannt, ist alles in demselben Zustande wie im Stadium zuvor geblieben. Die Ausbildung der Kapsel ist demzufolge bis zu einem gewissen Abschluss gekommen, ihre Abgrenzung gegen die Umgebung ist vielfach nicht mit Sicherheit durchzuführen, so z. B. an der Stelle, wo das Hauptseptum an die Kapsel anstösst. Hier findet sich in der direkten Verlängerung jenes eine breite Bindegewebsmasse, die zum extrakapsulären Bindegewebe gehört, aber mit dem des Hauptseptums im kontinuierlichen Zusammenhange steht, auch an manchen anderen Stellen ist die Kapsel mit dem Bindegewebe der Umgebung eng verknüpft. Mir scheint daraus hervorzugehen, dass die Bedeutung der Kapsel keine allzu grosse sein kann.

Beachtenswert ist noch der Umstand, dass an der

Stelle, wo ein Teil der Zungenbeinmuskulatur, speziell der Musculus mylohyoideus, ganz dicht an die Kapsel herantritt, so dass er sogar ihre Form zu beeinflussen imstande ist, keine weitgehende Verflechtung dieser mit der um jenen Muskel befindlichen Bindegewebsmasse stattfindet.

Stadium XII. (Gustel I.) Die weitere Entwickelung bringt zunächst eine gewisse Verdichtung im perikapsulären Bindegewebe, d. h. dieses lockere zwischen den Organen befindliche typische Füllgewebe zeigt eine gewisse Vermehrung der Zellen und der Fasern, so dass auf demselben Raume jetzt eine grössere Anzahl einzelner Elemente zu liegen kommt. Dadurch gewinnt die Kapsel nun auch nicht gerade, denn da sie selbst einem ähnlichen Prozess zurzeit nicht unterworfen ist, so tritt sie jetzt eigentlich noch weniger in die Erscheinung wie zuvor, und wenn der Unterschied gegen früher auch nicht so sehr bedeutend ist, so tut er doch zum mindesten dar, dass die Entwickelung des kapsulären Bindegewebes eine andere ist wie die des perikapsulären. Die sekundäre Kapsel selbst hat keine Verstärkung erfahren, denn wie sie zuvor auch nur dünn und schwach ausgebildet war, so finden wir sie jetzt ebenfalls fast an allen Stellen nur als ganz zarte Schicht, die an weitaus den meisten Punkten nur aus einer einzigen Lage von Zellen resp. Fasern besteht. Es liegt in der Natur der Sache, dass die Zahl der Fasern eine relativ grosse ist, so dass dem Gebilde, wenn es auch noch so fein ist, immerhin eine gewisse relative Festigkeit nicht abgesprochen werden kann. Eine Verstärkung durch Anlagerung von Bindegewebselementen des perikapsulären Bindegewebes an die Kapsel findet nicht statt, ein Punkt, auf den zum Unterschiede der Befunde beim Schwein wohl hingewiesen werden darf. Dass die eigentliche Kapsel zur jetzigen Zeit kein sehr festes Gefüge gegenüber Druck und Zug darstellt, geht aus der grossen Modulationsfähigkeit ihrer Oberfläche hervor, denn während zu Anfang der Entwickelung

die Anlage der Kapsel eine birnenähnliche Form zeigte, so ist jetzt davon nicht mehr viel zu finden, fremde Organe, speziell Muskeln, haben sich an die Kapsel angelehnt und ihre Gestalt beeinflusst, denn sie zeigt den jeweiligen Verhältnissen entsprechend eine wechselnde Form, die an manchen Stellen länglich ist; auch ihre Oberfläche erscheint mitunter eingebuchtet. Daraus geht hervor, dass die Drüse der Einwirkung fremder Organe untersteht; sie selbst ist zur Zeit aber nicht imstande, auf andere Organe formgebend einzuwirken. Ein Ähnliches konnte auch zurzeit von der Submaxillaris des Schweines gesagt werden. „Es[1]) geht hieraus hervor, dass die Modulationsfähigkeit der Kapsel noch eine relativ grosse sein muss, da sie in kurzer Zeit diese ziemlich wichtige Änderung in ihrer Gestalt durchgemacht hat. Freilich kommt ihr hierbei das Wachstum wesentlich zu Hilfe, indem die neu entstandenen Zellen und Fasern von vornherein die entsprechende Lage einnehmen, es geht aber auch andererseits hieraus hervor, dass man die Widerstandsfähigkeit der Kapsel gegen Druck usw. nur relativ gering anschlagen darf, da die anderen Organe wohl auf sie, sie aber unter den gleichen Bedingungen nicht auf die Nachbarorgane formgebend eingewirkt hat.“

Entsprechend der weiteren Entwickelung sind auch die sekundären Läppchen in ihrer Form deutlicher geworden, was darin seinen Grund hat, dass die sekundären Septen sich straffer ausgebildet haben, im Gegensatz hierzu sind die tertiären Septen auf dem alten Zustande verblieben, und es macht den Eindruck, als ob sie sich nicht ordentlich entwickeln können, das hängt vielleicht mit dem Verhalten des allgemeinen Bindegewebes innerhalb des tertiären Läppchens zusammen, denn anstatt, dass hier die einzelnen Ele-

[1]) cf. Nr. 42. S. 70. Z. 14 v. o.

mente sich an die Septen anlehnen und sie zu verstärken suchen, lösen sie sich offenbar von diesen ab; auf jeden Fall findet man Bindegewebsteile eng an die einzelnen Epithelteile angelehnt, und dies so allgemein, dass es den Eindruck hervorruft, als ob es einen ganz bestimmten Zweck habe, der freilich zur Zeit nicht gefunden werden kann.

An manchen Stellen innerhalb des Läppchens liegen die Epithelteile ein wenig weiter auseinander und dort findet sich dann ein loses Bindegewebe, dessen Elemente einzeln gut erkannt werden können. Hier haben die Zellen noch einen relativ primitiven Zustand bewahrt, sie bieten das Bild, das das Bindegewebe im allgemeinen auf einer früheren Entwickelungsstufe zeigte. Wenn man nun im Gegensatz dazu feststellen kann, dass an anderen Stellen, z. B. in den Septen oder in der direkten Umgebung eng beieinander liegender Epithelteile, die Gestalt der einzelnen Bindegewebszelle eine andere ist, dass diese nicht rund, sondern flach gedrückt erscheinen, dann kann man meines Erachtens nach daraus einen Schluss ziehen auf die Stärke des Druckes, unter der das Gewebe an der einen resp. an der anderen Stelle steht.

Die Reihenordnung der Läppchen, die früher so deutlich war, lässt nach, wenn man auch freilich eine Andeutung davon in der Nähe des Hauptseptums erkennen kann. Hier liegen die einzelnen Läppchen entsprechend dem bogenförmigen Verlaufe des Hauptseptums als Teile von Kreisen so geordnet, dass sie wie Schalen um einen gemeinsamen Mittelpunkt aussehen.

Das Bindegewebe, das sich zwischen der Drüse und der Sublingualis monostomatica findet, ist relativ spärlich, nimmt aber jenseits der Eintrittsstelle des Hauptganges in das Hauptseptum nach distal ziemlich plötzlich zu, wenn auch nur auf eine kleine Strecke hin, denn die Glandula sublingualis monostomatica findet bald ihr Ende. Vor der eben bezeichneten Stelle rücken die beiden Drüsen immer näher aneinander

heran, und es dauert auch nicht lange, dann sind sie so dicht, dass das zwischen ihnen befindliche Bindegewebe an Masse kaum mehr beträgt wie ein einfaches Septum mittleren Kalibers. Eine Trennung beider Drüsen ist freilich an dieser Stelle leicht durchführbar, denn die Anordnung der Septen und die Verlaufsrichtung der einzelnen Züge ist für die Sublingualis monostomatica eine andere. Noch ein wenig weiter nach vorn jedoch werden die Beziehungen immer inniger und bald darauf umgibt eine gemeinsame Kapsel beide Drüsen.

Stadium XIII. (Rollo.) Es scheint, als ob die Entwickelung des Bindegewebes zu einem gewissen Abschluss gekommen ist, denn auch in dem nun vorliegenden Stadium finden sich keine sehr wesentlichen Veränderungen mehr, auf jeden Fall stehen die Unterschiede gegen früher beim Bindegewebe in gar keinem Verhältnisse zu den Veränderungen am Epithel.

In der Gegend der Mündung ist der Ausführungsgang umgeben von einigen Reihen von Bindegewebszellen mit dazwischen eingelagerten Fasern. Diese Hülle ist nicht an allen Stellen gleich stark und beträgt nach lateral etwa drei Lagen, nach medial, wo die Gänge einander ganz nahe kommen, sind teilweise zwischen beiden nur 1—2 Zellreihen eingeschoben, einfach, weil kein Platz mehr zur Verfügung stand. Nach der Zunge zu kann eine Begrenzung in diesem Sinne nicht durchgeführt werden, weil das Bindegewebe überhaupt hier dichter liegt und sich in gleichmässiger Anordnung zwischen dem Epithel des Mundbodens und den Ausführgängen der Submaxillaris und der Sublingualis ausbreitet. Ob eine Verflechtung mit dem Bindegewebe, das um den zuletzt genannten Gang gefunden wird, stattfindet, kann kaum entschieden werden, denn dazu ist die Bindegewebsmasse eigentlich viel zu spärlich.

Nach dem Musculus genioglossus resp. hyoglossus zu ist die Abgrenzung eine viel bessere, weil hier in dem engen

Raum, der begrenzt wird von diesen Muskeln, der Anlage des Unterkiefers und den Ausführungsgängen der Drüse, das Bindegewebe ganz lose liegt. Ein klein wenig weiter distal liegen alle vier Gänge nebeneinander, in ihrer Form nur ein wenig voneinander verschieden, hier ist nun zwischen je zwei Gängen eine wohl überall gleiche Bindegewebsmenge gelegen, die keine besonderen Charakteristika aufweist: dem äusseren Epithelkranze ist eine Reihe von flachen Bindegewebszellen angelagert, und das so eng, dass es aussieht, als ob die Zellen gewissermassen an das runde Querschnittsbild angepresst seien. Hier sind die einzelnen Zellindividuen natürlich ganz flach und ändern nach aussen zu von dieser Stelle nur ganz allmählich ihre Form. Kaum aber ist jene Veränderung eingetreten, dann hört schon der Bindegewebsmantel ganz auf, und man stösst auf die Bindegewebshülle des Nachbarganges. Weiter nach hinten schiebt sich natürlich immer mehr Bindegewebe zwischen die beiden Submaxillarausführgänge ein, und da hier die Zellen mehr rund sind und überhaupt eine mehr wechselnde Gestalt haben, so kann man wohl annehmen, dass dies Bindegewebe, das in der Mitte gelegen ist, und das sich wie ein spitzer Keil nach vorne zu einschiebt, nicht unter dem Einflusse der Epithelien steht, also als Füllgewebe typischer Art anerkannt werden muss. Indem nun von hinten her sich die zwischen die beiden Hälften des Unterkiefers ausgebreitete Muskulatur nach oben schiebt, trennen sie die Ausführgänge der einen bald von denen der anderen Seite, und nun ziehen diese in der Rinne, die sich zwischen jenen Muskeln und dem Unterkiefer findet, nach hinten, auf dem ganzen Wege von einem immer mehr locker werdenden Bindegewebe umhüllt. Hier liegen Submaxillargang und Sublingualgang einander nahe, und das ist auch die Stelle, wo zuerst ein gemeinsamer Bindegewebsmantel für beide Gänge gefunden wird, der, wenn auch nur ganz fein und nur aus 1—3 Reihen von Zellen bestehend,

dennoch dartut, dass beide Organe bis zu einem gewissen Grade zueinander gehören.

Die Verhältnisse bleiben nun so bis zum Punkte, wo die Ausführgänge den Musculus mylohyoideus erreichen und nun, auf diesen aufgelagert, nach hinten ziehen, dann verschwindet nach und nach der gemeinsame Bindegewebsmantel, und jeder der beiden Gänge erhält dadurch eine grössere Selbständigkeit. Während hier nun diese den Muskeln aufliegen, findet man unter letzteren jetzt schon den vorderen Teil des Drüsenkörpers, und man sieht zwischen beiden einen breiten Bindegewebsstreifen, in dem Nerven und vereinzelt kleine Gefässe eingebettet sind. Nach distal wird dieser Streifen schmaler und geht schliesslich in jene Verlängerung des Hauptseptums über, das dazu dient, um den Hauptgang und die unterwegs sich an diesen anschliessenden Organe, wie Ganglienzug und Gefässe, zur Drüse hinzuführen.

Die Kapsel verliert immer mehr an Masse und Bedeutung, und die Abgrenzung gegen die Organe der Nachbarschaft wird jetzt weniger von jener, als vielmehr von diesen selbst übernommen, so dass also der der Drüse zur Verfügung stehende Raum nicht so ganz deutlich begrenzt wird, denn da die Organe da, wo sie aneinander stossen, immer einen Spalt lassen, durch den Bindegewebe hindurchtritt, so kann die Raumbestimmung auf diesem indirekten Wege natürlich nicht so genau sein, als wenn durch eine einheitliche Bindegewebskapsel eine scharfe Linie gezogen wird. Zwar findet sich eine solche noch vielerorts, doch sind die wenigen Reihen von Bindegewebszellen und Fasern, die sie bilden, nur mehr ein Rest aus früheren Zeiten und zudem in ihrer Begrenzung so unbestimmt, dass man eigentlich die Anforderungen, die notwendigerweise an eine Kapsel gestellt werden müssen, an dieses Organ kaum stellen kann. Es kommt hinzu, dass die Oberfläche keine ganz einheitliche Begrenzungslinie zeigt, sondern dass vielfach Ein-

kerbungen und Ausbuchtungen beobachtet werden, so dass die Kapsel im Querschnitt einen mehr gewellten Verlauf zeigt. Diese Unregelmässigkeiten sind nun nicht immer bedingt gewesen durch den Einfluss anderer Organe, denn man findet sie ganz unabhängig von jenen, und gerade durch diesen Umstand wird es denn klar, dass die Spannung, unter der die Kapsel zur Zeit steht, keine sehr bedeutende sein kann.

Früher muss das ohne Frage anders gewesen sein, denn die Begrenzungslinie der Kapsel war eine genauere. Dies scheint in einem eigentümlichen Gegensatze zu stehen zu dem Befunde, dass innerhalb der einzelnen Läppchen eine immer grössere Anzahl von Epithelteilen zusammengedrängt wird, und dass diese, um den Raum auch ganz ausfüllen zu können, sich in allen nur denkbaren Richtungen krümmen müssen. Man kann wohl annehmen, dass innerhalb dieser Läppchen die einzelnen Teile unter einem ziemlichen Drucke stehen müssen. Wenn man nun die Kapsel das Ganze mehr als lockeren Mantel umgeben sieht, dann muss man annehmen, dass sie selbst keine allzu bedeutende Rolle mehr spielt, und dass ihre Aufgabe offenbar erfüllt ist, die demnach nur darin gefunden werden kann, dass sie die Bestimmung hatte, den Raum für die Drüse zu präokkupieren, und dass sie nun, nachdem diese ihn selbst eingenommen hat, dem Ende ihrer embryonalen Entwickelung zustrebt, ihre Aufgabe somit erledigt ist. Irgendwelche Veränderungen an den Zellen als Einzelindividuum, etwa im Sinne einer Degeneration, sind nicht zu finden, und es stimmt dies auch ganz mit dem Allgemeinbefund überein, der nicht den Eindruck einer Degeneration, sondern den eines physiologischen Verschwindens macht, wie man ihn ja an so vielen Stellen der Entwickelung findet; es braucht wohl nur an das Zahnsäckchen erinnert zu werden, wo, allerdings in weiterem Sinne, ein ähnlicher Vorgang gefunden werden kann, denn auch dieses Organ verschwindet nach Erfüllung seiner

Aufgabe ziemlich bald. Ein ähnlicher Prozess konnte auch seiner Zeit beim Schweine gesehen werden: „Während [1]) diese Veränderungen vor sich gehen, hat die Kapsel in bezug auf ihr Wachstum nicht gleichen Schritt halten können mit anderen Bindegewebsteilen und auch nicht mit den Epithelien. Sie ist in bezug zu diesen kleiner und schwächer geworden, scheint also an Bedeutung eingebüsst zu haben, dieses kann auch durch die von aussen sich anlehnenden Faserzüge nicht verhindert werden. Hierin tritt nun auch im Laufe der weiteren Entwickelung keine Änderung mehr ein, die Kapsel bleibt auch fernerhin ein untergeordneter Teil des Ganzen, welcher zwar, wie Flint wohl mit Recht meint, wichtige Aufgaben zufallen: Eingreifende Veränderungen hat die Kapsel nun nicht mehr durchzumachen, daran ändert das Auftreten sekundärer und tertiärer Septen auch nicht viel, zumal diese beiden Gruppen von Zwischenwänden nur teilweise mit ihr in Verbindung treten, und wo sie es tun, da geschieht es nach demselben Prinzip, das auch die primären Septen schon verfolgt haben, alle die eben genannten Vorgänge treffen weit mehr das lockere Bindegewebe, das sich innerhalb der Kapselmembran findet, als diese selbst, woraus man wohl mit Recht auf die geringe Bedeutung schliessen darf, die der Kapsel zufällt.“

Hier bei der Maus muss nun ein Punkt berücksichtigt werden, der zum Unterschiede vom Schwein erwähnenswert ist, und der das so starke Verschwinden der Kapsel wenigstens zum Teil erklären kann. Die definitive Kapsel des Schweines besteht aus einem Teile der primären Kapselanlage, die eine Verstärkung erfahren hat durch die Anlagerung von perikapsulärem Bindegewebe, bei der Maus nun findet eine solche Anlagerung nicht statt, wenigstens nicht in dem Masse, und wenn überhaupt (was ganz unbestimmt ist), dann vielleicht

---

[1]) cf. Nr. 42. S. 75.

nur an wenigen Stellen, so möglicherweise da, wo das Hauptseptum aus der Kapsel austritt. Dieser Umstand trägt an und für sich schon dazu bei, die Kapsel der Maus als ein minder festes Organ erscheinen zu lassen als die des Schweines.

Die Anlage der tertiären Septen ist auf derselben Stufe wie früher stehen geblieben, und da sie demzufolge auch jetzt nur ganz feine Bindegewebszüge sind, denen in mechanischer Beziehung eine Aufgabe kaum zuzuerkennen ist, so muss man ihre Bedeutung als unbekannt ansehen. Auch insofern scheint hier noch ein Unterschied zu bestehen, weil diese tertiären Septen keine Räume vollständig abschliessen, so dass sie wohl im Flächenbilde ein den sekundären Septen resp. sekundären Läppchen ähnliches Bild ergeben, aber in räumlicher Beziehung einen Unterschied aufweisen. Es kommt noch hinzu, dass in diese tertiären Septen keine wichtigen Teile eingelagert sind, wie z. B. Nerven und Ausführungsgänge, so dass auch in dieser Beziehung ein gewisser Unterschied besteht. Demzufolge sind die tertiären Septen auch jetzt nur etwas fester organisiertes Bindegewebe und den Septen II. oder I. Ordnung nicht unbedingt gleich. Das ungeordnete Bindegewebe, das nun innerhalb dieser Läppchen zu finden ist, kann als Füllgewebe einfachster Art angesprochen werden, insofern es den Raum zwischen dem geformten Bindegewebe und den Epithelien lose ausfüllt und Zellen und Fasern einen ganz einfachen Charakter zeigen. Eine Lostrennung bestimmter Teile dieses und ein Anschluss an die Septen — etwa im Sinne einer Verstärkung des Gerüstes — findet nicht statt, und auch dadurch wird der Unterschied zwischen dem geformten Bindegewebe und dem lockeren ungeformten bekräftigt.

S t a d i u m XIV. (A u g u s t.) In diesem Stadium findet sich die Mündung der Drüse in einer besonderen Falte, die in die Mundhöhle frei vorspringt und demzufolge, wenigstens in ihrem vorderen Teile, rings von Epithel umgeben ist. In der Mitte

dieser Falte liegt der Ausführungsgang, und zwischen beiden Epithellagen sieht man ein Bindegewebspolster, das wie ein Rohr gestaltet und aussen und innen von Epithel ausgekleidet ist. Am hinteren Ende steht diese Bindegewebsmasse mit dem übrigen Bindegewebe in Zusammenhang. Die Zellen dieses sind hier ziemlich eng gelagert und umziehen den Gang in annähernd konzentrischen Kreisen, deren innerster dem Epithel ganz platt anliegt, wie das auch an anderen Stellen gefunden wurde. Somit ist das nichts Besonderes und nur eine von den so häufig gefundenen Korrelationen zwischen Bindegewebe und Epithel. Im übrigen sind die Zellen an dieser Stelle ziemlich rund und im allgemeinen wenig in ihrer Gestalt modifiziert, sie sind enger gelagert, als man es an anderen Stellen des Bindegewebes in diesem Stadium findet. Die Fasern scheinen hier eine mehr untergeordnete Rolle zu spielen, denn man findet nur ganz vereinzelt einige zwischen den Zellen eingestreut. Da nach hinten hin die Leiste in den allgemeinen Mundboden übergeht, tritt das Bindegewebe mit dem anderen des Mundbodens in Konnex, man kann aber die Grenze, wo beide aneinander stossen, ziemlich scharf ziehen, eben wegen des oben geschilderten eigenartigen Verhaltens.

Sobald der Gang sich nach unten senkt, bildet er die Ampulle, die, wie zuvor der Gang, an dieser Stelle von einigen Reihen flacher Bindegewebszellen flankiert wird. Inwieweit hier eine Beeinflussung des Bindegewebes durch das Epithel stattgefunden hat, ist aus der Zellform leider nicht zu erkennen, denn die Abflachung k a n n der Ausdruck der Kompression sein, wozu diese Stelle ja wegen der Umwandlung des engen Ganghohlraumes zur Ampulle und der damit bedingten Volumvermehrung und Ausbreitung nach der Seite hin besonders geeignet schien, es kann die Zellform aber auch auf andere Weise zustande gekommen sein, ohne Einfluss des Epithels, denn einmal zeigen auch Bindegewebszellen im losen Ver-

bande mitunter eine derartige Form, dann aber ist für eine Kompression die Zellagerung eine viel zu weitläufige. Daraus ergibt sich nun wohl, dass das Epithel hier kaum auf die Form der Bindegewebszellen Einfluss gehabt hat, dass also diese vielleicht einem anderen Einflusse zu danken ist, von dem wir freilich nicht wissen, von wo er ausgeht und auf welche Weise er wirkt. Von hier bis zu der Stelle, wo sich der Gang an den der Glandula sublingualis anlehnt und nun mit diesem, in einem gemeinsamen Mantel eingehüllt, nach dsital verläuft, ist eine Veränderung, die man im Sinne einer Weiterentwickelung deuten könnte, nicht eingetreten.

Die ganze Drüse ist grösser geworden und nimmt mehr Raum für sich in Anspruch als zuvor, daher sind auch die Septen länger, wenn sie auch in bezug auf ihre Breite nicht im gleichen Schritt zugenommen haben. Daher kommt es, dass ihre Bedeutung mehr zurücktritt, und sie scheinen ihre Bestimmung, ein festes Innengerüst der Drüse zu bilden, immer mehr einzubüssen, jetzt können sie kaum noch eine andere Aufgabe erfüllen, als die einzelnen Sekretionsbezirke voneinander zu trennen und die hin- resp. wegziehenden Organe zu flankieren. Damit tritt offenbar, wenigstens zum Teil, ein Funktionswechsel im Bindegewebe ein, der nicht nur die Septen, sondern auch die definitive Kapsel betrifft.

Auch innerhalb der einzelnen Läppchen wird das Bindegewebe immer mehr zurückgedrängt, und man findet nicht so selten Stellen, wo die einzelnen Epithelteile so eng beieinander liegen, dass zwischen Nachbarn mitunter nur eine Zelle oder Faser, mitunter aber auch gar kein Bindegewebe gesehen wird. Das gilt für die in der Mitte des ganzen Gebildes gelegenen Läppchen in höherem Masse als für die am hinteren oder vorderen Pol befindlichen, bei ersteren aber für das ganz zentral gelegene auch nicht, und das aus dem Grunde, weil

hier ein starker Ausführungsgang hindurchzieht, wodurch das Läppchen ein wenig veränderte Verhältnisse aufweist.

Die Umhüllung des Ganges innerhalb der einzelnen Läppchen geschieht nach dem nämlichen Prinzip, nach dem auch der ausserhalb der Drüse befindliche Ausführungsgang seinen Bindegewebsmantel bekommen hat, nur ist dieser naturgemäss hier nicht so stark, scheint aber in einem direkten einigermassen konstanten Verhältnis zu stehen zu der Bedeutung des betreffenden Abschnittes. Ein so starkes Bindegewebspolster wie beim Schweine, konnte nicht gefunden werden, ein Umstand, auf den wohl in Anbetracht der oben auseinandergesetzten Verhältnisse nicht besonders hingewiesen zu werden braucht, der sich einfach aus der viel geringeren Entwickelung des Bindegewebes überhaupt erklärt.

Stadium XV. (Hild.) In dem Teil des Bindegewebes, der zunächst der Mündung liegt, ist eine besondere Veränderung nicht wahrzunehmen, vielleicht dass eine, dem allgemeinen Wachstum entsprechende Vermehrung des innerhalb der Falte gelegenen Bindegewebes zu erkennen ist, bedeutend ist dies aber auf keinen Fall. Auffallend dünn ist die Bindegewebslage, die sich um die Ampulle findet, wenigstens in ihrer lateralen und ventralen Begrenzung, denn hier liegen die Zellen so sporadisch, dass es an manchen Punkten den Eindruck hervorruft, als ob eine wirkliche Bindegewebsbegrenzung überhaupt fehlt. Hier sind die Zellen schmal und lang gestreckt, eine Form, die vielfach auf mechanische Einflüsse hindeutet, und man kann hier eine solche wohl in der Zerrung finden, die die einzelnen Zellen dadurch erfahren, dass die Ampulle ziemlich stark an Umfang zunimmt und sich dadurch in eine Gegend erstreckt, die an sich ziemlich zellarm ist. Es werden demnach die Zellen durch Zug in die neue Lage gebracht. Wenn diese Gegend nicht arm an Zellen wäre, dann müsste sich jetzt hier eine Zellanhäufung, eine Zellkompression finden, was aber

mit den Bildern nicht in Einklang steht. Die Ausbreitung des Musculus genioglossus und das um diesen befindliche Bindegewebe, sowie die weiter hinten eintretende Verengerung des Querschnittes verwischt nach dorsal die Verhältnisse immer mehr.

An dem allgemeinen Wachstum hat die Kapsel nun nicht teilgenommen, denn wenn sie schon zuvor an Bedeutung einzubüssen begonnen hatte, so ist in dieser Richtung jetzt noch ein Schritt weiter gegangen worden. An vielen Stellen kann man sie überhaupt nicht mehr finden, und da, wo es dennoch möglich ist, sind es eigentlich nur unbedeutende Reste von ihr, denen man irgend einen Einfluss auf die innere Gestaltgebung oder auf die Umgebung unbedingt absprechen muss. Die Begrenzung der Drüse geschieht weniger durch die Kapsel direkt als vielmehr durch die Organe der Umgebung indirekt. Dadurch wird natürlich die Bestimmung des der Drüse zur Verfügung stehenden Raumes eine ziemlich unsichere, während sie selbst entsprechend dem kompakteren Aufbau deutlicher in Erscheinung tritt. Ein ganz ähnlicher Prozess kann auch an den Septen gefunden werden. Diese haben nicht an Masse und Umfang gewonnen, ja sie scheinen sogar in dieser Beziehung zu verlieren, wenigstens ist der Aufbau der sekundären und tertiären Septen jetzt ein viel loserer als zuvor. Demzufolge tritt dann das Läppchen als solches mehr hervor, erscheint als selbständigeres Gebilde, und die Septen, die ausser der Aufgabe des Trennens auch die des Verbindens haben, lassen von der letzteren jetzt nicht mehr viel erkennen. Man sieht die einzelnen Läppchen durch relativ weite Räume voneinander getrennt, in denen sich auffallend wenig Bindegewebe befindet.

S t a d i u m XVI. (H.) Die Entwickelung des Bindegewebes in der Umgebung der Mündungsstelle scheint zu einem gewissen Abschluss gekommen zu sein, denn auch das vorliegende Stadium bringt keine Veränderung mehr. Das kommt auch nicht

überraschend, wenn man bedenkt, dass das Bindegewebe an dieser Stelle ja keine irgendwie nennenswerte Aufgabe zu erfüllen hat, es geht seine Bestimmung, den Raum zwischen den Organen auszufüllen, aus den anatomischen Bildern klar hervor. Ganz ähnlich scheint es sich auch mit dem um die Ampulle befindlichen Bindegewebe zu verhalten, denn man kann es nicht als eine Besonderheit dieses Stadiums auffassen, dass das zwischen den Ampullen gelegene Bindegewebe nicht genau in der Mittellinie orientiert ist, sondern nach der einen Seite verdrängt erscheint. Das hängt mit der individuellen Ausbildung dieses Gangabschnittes zusammen, die natürlich von Fall zu Fall Verschiedenheiten unterworfen ist. Wir dürfen bei diesen Untersuchungen nicht vergessen, dass wir die einzelnen Stadien der Entwickelung nicht an ein und demselben Tier verfolgen können, wir müssen daher der individuellen Variabilität in weitestem Masse Rechnung tragen. Von dem nämlichen Gesichtspunkte aus muss man auch die vielleicht ein wenig stärkere Bindegewebshülle an einigen Punkten dieser Gegend auffassen.

Auf seinem Wege nach distal senkt sich der Gang immer mehr in die Tiefe, d. h. er kommt dem unteren Rande, der Mandibula, immer näher. Hier liegt er nun in dem dreieckigen Raume, der sich ausbreitet zwischen Genioglossus, der eigentlichen Zunge und der Innenfläche der Unterkieferanlage. Dieser Raum ist angefüllt mit wenig ganz lockerem Bindegewebe, das sich nach lateral zum Periost des Unterkiefers verdichtet. Hier an dieser Stelle finden sich beide Drüsenausführungsgänge, der der Glandula submaxillaris und der der Glandula sublingualis, nebeneinander, nach medial und cranial streckenweise nur von einigen wenigen Reihen von Bindegewebszellen umgeben. Ein wenig weiter dorsal sieht man ein Faszienblatt, das sich vom Unterkiefer löst; auf dieses sind beide Gänge gebettet, indem es ihnen gewissermassen zur Unterlage dient.

Im endokapsulären Bindegewebe ist eine gewisse Veränderung vor sich gegangen, denn obwohl die Septen gegen früher nicht mehr zugenommen, eher verloren haben, treten die Läppchen jetzt doch so prägnant hervor, dass sie als immer selbständigere Gebilde erscheinen. Das ist offenbar dadurch zustande gekommen, dass die Septen nicht mehr ganz einheitlich sind und der Raum zwischen den einzelnen Bezirken nicht gleichmässig von ihnen ausgefüllt wird. Man sieht, dass jedes Läppchen auf seiner gesamten Oberfläche begrenzt ist von einer ganz zarten Schicht von Bindegewebe, die meist nur aus wenigen Reihen von Zellen und Fasern, ja mitunter nur aus einer einzigen Reihe besteht. Diese Schicht liegt dem Läppchen ganz eng an und ist überall ziemlich gleichmässig straff gespannt, was man vielleicht durch die Annahme eines gewissen innerhalb dieses Bezirkes herrschenden Druckes erklären kann. Da nun die benachbarte Läppchen begrenzenden Bindegewebsschichten e i n e m Septum entstammen, so muss dies eine Veränderung durchgemacht haben in dem Sinne, dass der eine Teil sich dem einen, der andere sich dem anderen benachbarten Läppchen angelegt hat. So ist denn eine Teilung des Septums zustande gekommen, durch die ohne Frage die frühere Einheitlichkeit gelitten hat. Wenn man nun in den Präparaten zwischen den einzelnen Läppchen sehr bedeutende Spalten findet, die nichts zu enthalten scheinen, dann sind das offenbar Kunstprodukte, die durch Schrumpfung entstanden sind, und wenn uns diese auch im allgemeinen höchst unwillkommen sind, so machen sie doch im vorliegenden Falle die Spalten der Septen deutlicher, indem sie durch weiteres Auseinanderweichen der Teile uns die Stelle, wo an sich die Spaltung entstanden ist, besser zeigen.

Warum eine solche Teilung der Septen eingetreten ist, wie sie beim Schweine nicht gefunden wurde, kann ich nicht sagen; ein Grund scheint nach meiner bisherigen Auffassung

in der Entwickelung der Drüse nicht unbedingt gelegen zu sein, das besagt aber nur, dass mir dieselbe unbekannt ist. Es sei ganz kurz erwähnt, dass auch Flint in seinen Abbildungen ein Ähnliches bringt.

Auch im Bindegewebe innerhalb der einzelnen Läppchen ist eine Veränderung eingetreten, dadurch ist ein Unterschied zwischen dem zentral gelegenen und dem anderen Bindegewebe zu bemerken, letzteres ist in seinem Aufbau enger, kompakter, dichter gefügt, d. h. es findet sich mehr Bindegewebe innerhalb eines bestimmten Raumes als bei der ersten Art, bei der also demnach der Bau ein loserer sein muss, das Verhältnis zwischen Epithel und Bindegewebe ist hier ein anderes, und zwar zugunsten des Epithels. Abgesehen von dieser Verschiedenheit ist gegen früher jetzt auch noch dadurch ein Unterschied entstanden, dass das ganze fein verteilte Bindegewebe innerhalb der Läppchen bestimmtere Beziehungen zum Epithel unterhält, indem es dieses, speziell die Endteile der Gänge, also die Terminalanschwellungen, in Form kleiner Netze oder wenigstens Maschen umgibt. Dies ist nicht an allen Stellen gleichmässig der Fall. Davon ist unabhängig die Art, wie das Bindegewebe den Gang eines Septums umhüllt, das ist genau nach dem alten Modus auch jetzt noch der Fall, indem Streifen und Züge den Gang begleiten. Dies kann an dem zentralen Läppchen deutlicher erkannt werden.

In bezug auf die Kapsel gelten die früheren Beobachtungen, sie nimmt dauernd ab, und an einigen Stellen ist sie kaum noch nachweisbar. In der Mittellinie treffen die rechte und die linke Kapsel zusammen und liegen eine Strecke weit beieinander, es wäre möglich, dass hier das benachbarte Bindegewebe sich so vereinige, dass eine Trennung zwischen rechts und links nicht vorgenommen werden kann; eine Durchflechtung etwa in dem Sinne, wie das die sekundären Septen mit der Kapsel beim Schweine erkennen liessen, oder wie man es an der Muskulatur

der Zunge zu sehen gewohnt ist, findet indessen nicht statt, es ist eine einfache Nebeneinanderlagerung benachbarter Teile.

Stadium XVII. (T. V.) Die schon früher eingetretene Differenzierung der Drüsen lässt beide Organe verschiedene Bilder zeigen, die so charakteristisch sind, dass eine genaue Grenze zwischen beiden Organen wohl auf allen Schnitten, die die Drüsen nebeneinander zeigen, ganz scharf durchgeführt werden kann. So weitgehend die Differenzierung auch das weitere Verhalten der Drüsen zu beeinflussen imstande ist, das Bindegewebe hat davon keinen Vorteil, denn es scheint durch diese Änderung des Epithelbildes nicht einmal bis zu einem das Bindegewebe treffenden Reiz gekommen zu sein.

In der Umgebung der Mündung findet sich gar keine Veränderung, und die bestimmte Form des Bindegewebes an dieser Stelle lässt auch eigentlich vermuten, dass es zu einer Weiterbildung nicht mehr kommen kann. Ähnliches gilt auch in bezug auf die Ampullengegend. Die immer mehr zunehmende Ausdehnung dieser ist der Bildung eines speziellen Bindegewebspolsters auch nicht gerade dienlich, und da der Raum zwischen den Unterkieferhälften natürlich nur ganz beschränkt ist, die Ampullen diesen aber fast völlig auszufüllen bestrebt sind, was aus der Gestalt der Ampullen gefolgert werden kann, so ist es selbstverständlich, dass die geringen Reste des periampullären Bindegewebes immer mehr mit dem Periost der Kieferinnenfläche verschmelzen, ein Zustand, der sich schon zuvor anzudeuten begonnen hatte. Damit ist nun eine Fixierung des Ganges, wenigstens in seinem ampullären Teile, gegeben, und wieweit das auf seine Form von Einfluss ist, soll unten bei der Beschreibung der Organe der Umgebung erörtert werden. Hier sind die Ampullen der beiden Seiten so umfangreich, dass sich die rechte und die linke berühren, und da die eine bedeutend grösser ist, wofür ein Grund an dem Präparat nicht gefunden werden konnte, so drückt sie das zwischen

den beiden befindliche spärliche Bindegewebe nach der anderen Seite hinüber. Wenn dies nun auch keine sehr bedeutende Veränderung darstellt, so geht doch zum mindesten klar daraus hervor, dass hier das Epithel das Formgebende ist, und dass es jenes in seine jetzige Lage zwingt. Hierfür spricht vor allem anderen auch die Form der Ampulle selbst. Man kann nicht annehmen, dass die Verhältnisse umgekehrt liegen, dass die geringe Menge Bindegewebe zwischen den Ampullen formbestimmend wirke, indem es in bezug auf die eine Ampulle eine Kompression ausgeführt habe, während es die andere hinter sich hergezogen habe. Dazu ist meiner Meinung nach das geringe Bindegewebspolster kaum imstande; schon allein sein loser Aufbau im Verhältnis zum festgefügten der Ampullenwand lässt eine Entscheidung leicht zu. Wenn man nun so dem Bindegewebe eine passive Rolle zuschreiben muss, dann drängt sich sofort die Frage auf, welchen Widerstand jetzt das Bindegewebe dem andrängenden Epithel entgegensetzt. Bedeutend kann derselbe auf keinen Fall sein, denn dazu ist die Bindegewebsmasse zu gering, andererseits ist aber auch nicht anzunehmen, dass das Gewebe nun so gar keine Festigkeit besitzen solle. So kann man denn nur soviel sagen, dass die Kräfte, mit denen das Epithel andrängt, bedeutender sind als der Widerstand, den das Bindegewebe zu leisten imstande ist.

In dem Masse, wie nach dorsal die Kieferhälften auseinandergehen, wird der Raum zwischen der Innenfläche dieser und der Ampulle grösser und erscheint angefüllt mit einem lockeren faserigen Bindegewebe, das typisches Füllgewebe darstellt und nur ganz lose den Gang an den Unterkiefer anheftet. Hier hängt er mit dem Unterkiefer nicht so fest zusammen wie mit den Muskeln, die unter ihm liegen, denn genau wie zuvor eine ziemlich enge Verflechtung des periampullären Bindegewebes mit dem Periost des Unterkiefers stattfand, kann man jetzt eine solche mit der Faszie des Genio-

glossus konstatieren, die man in ganz dem nämlichen Sinne bewerten muss. Mehr distal verschieben sich die Verhältnisse noch mehr, und der Gang löst auch diese Beziehungen wieder, und zieht, eingebettet in jene Bindegewebsmasse, die sich zwischen dem Unterkiefer und der Unterzungenmuskulatur findet, in direkter Nachbarschaft des Ductus sublingualis, aber getrennt von den Gängen der anderen Seite, teilweise mit seinem Nachbar durch eine feine Hülle einiger Bindegewebsfasern verbunden, nach distal. Dieser ganz feine Bindegewebsschleier hat gewissermassen diese beiden Epithelialgebilde von der histologisch fremden Umgebung zu trennen. Im hinteren Abschnitte seines Verlaufes finden wir dann den Gang in einem engen Spalt von Bindegewebe, der auf den Bildern annähernd dreieckig erscheint, unter und lateral der Zunge gelegen ist, und der ausser den beiden Gängen nur noch Nerven und einige kleine Gefässe enthält. Stellenweise ist zwischen diesen Gebilden kaum eine Spur vom Bindegewebe zu finden. Von einem die beiden Gänge gegen die Umgebung abgrenzenden Mantel ist nichts zu sehen. So haben sich denn die Verhältnisse gegen oral ganz geändert, wenn auch im Prinzip keine neuen Gesichtspunkte hinzugekommen sind, denn ob viel oder wenig Bindegewebe vorhanden ist, hängt weniger von den Gängen selbst als vielmehr von den Organen der Umgebung ab.

Schon im Stadium XVI konnte gezeigt werden, dass die einzelnen Läppchen mehr hervortreten, und das ist nun inzwischen auch nicht anders geworden, demzufolge haben denn die Septen in bezug auf die allgemeine Zunahme der Drüse keine Vermehrung erfahren. Eine Kapsel ist zwar noch an manchen Stellen zu finden, doch kommt sie nirgends mehr für eine Umgrenzung der Drüse in Betracht. Der Bindegewebsstreifen, der die Submaxillaris von der Sublingualis trennt, erscheint auch nicht stärker als ein einfaches Septum, wenn

auch vielleicht sein Aufbau ein wenig straffer ist, ohne Frage steht er aber den stärkeren sekundären Septen an Masse bedeutend nach. Eine Abgrenzung gegen die Glandula submaxillaris der anderen Seite ist in bezug auf das Epithel leicht, in bezug auf das Bindegewebe, soweit es intrakapsulär ist, ist es ebenfalls einfach, wohingegen das kapsuläre und perikapsuläre beider Organe an der Berührungsstelle miteinander verschmolzen ist, und das zwar so ausgiebig, dass das so entstandene breite Bindegewebsband ein einheitliches Gebilde darzustellen scheint.

Auf die Unterschiede im Bau der Läppchen der Submaxillaris gegenüber denen der Sublingualis kann nicht näher eingegangen werden, es soll nur erwähnt werden, dass letztere Drüse auf denselben Raum mehr Epithelgewebe vereinigt, dass also bei der Submaxillaris sich mehr Bindegewebe findet wie bei der Sublingualis. Das scheint mit der starken Blähung der Zellen und ihrer definitiven Umwandlung zu Schleimzellen in ursächlichem Zusammenhang zu stehen.

---

Organe der Umgebung. Durch die Verlagerung, die die Drüse im Laufe der Entwickelung durchzumachen hat, kommt es, dass sie dauernd andere Beziehungen zu den Organen der Umgebung unterhält, indem sie bald alte aufgibt, bald neue anknüpft.

Stadium I. (Helene.) Da die Submaxillaris seitlich der Zunge angelegt wird, später aber zu diesem Organe nur noch geringe Beziehungen zu finden sind, so geht allein schon daraus hervor, dass das Verhalten der Drüse zur Umgebung einem Wechsel unterworfen ist, der abhängig sein muss von dem jeweiligen Entwickelungszustand. Es ist natürlich naheliegend anzunehmen, dass die Organe der Umgebung auch einen Einfluss auf die Gestalt der Drüse auszuüben imstande sind,

so dass sie also eine gewisse Rolle in der Entwickelung dieses Organes spielen. Natürlich kommt nur eine Art der Einwirkung in Betracht, das ist die einfache mechanische, die Raumbeengung, d. h. die Wirkung durch Druck. Man muss natürlich sehr wohl unterscheiden zwischen Organen resp. Geweben, die die Epithelien direkt beeinflussen, und solchen, die nur einen indirekten Einfluss auf die Drüse auszuüben imstande sind, indem sie nur auf die Kapsel einwirken. Zur ersteren Gruppe ist ausser dem Bindegewebe der Nervus lingualis, das Ganglion sublinguale und die innerhalb der Kapsel verlaufenden Zweige grösserer Gefässe zu rechnen. Zur anderen Gruppe gehören die übrigen Organe der Umgebung, wie z. B. die Zunge, der Unterkiefer, der Musculus mylohyoideus usf. Es ist durch die Art der Darstellung bedingt, dass eine Reihe dieser Organe schon bei der Besprechung des Bindegewebes hat erwähnt werden müssen, doch sollen sie jetzt von dem Standpunkte der Beeinflussung der Drüse aus im Zusammenhang betrachtet werden.

Von allen Beziehungen, die die Drüse zu der Umgebung eingeht, ist die mit dem Nervus lingualis die erste, denn schon ganz zu Beginn der Entwickelung sieht man innerhalb des Drüsenbereiches den Nerven im Bogen dahinziehen. Auf einem Frontalschnitt findet man den Epithelhaufen der Glandula submaxillaris etwa in der Mitte zwischen dem Mundhöhlenepithel und dem Nerven gelegen; und wenn es auch klar ist, dass die Drüse zu ersterem schon allein wegen des Entstehens aus demselben engere Beziehungen unterhält, so müssen die zum Nerven auch ziemlich inniger Natur sein, denn dieser dringt hier einfach in das Parenchym der Kapsel ein, sie ohne weiteres durchbrechend. Ein ähnlicher Befund konnte auch seiner Zeit beim Schweine erhoben werden. Hiermit kommt nun der Nerv in die Lage, einen direkten und indirekten Einfluss auf das Epithel ausüben zu können, denn wenn auch später der Haupt-

teil des Nerven Beziehungen zum Ausführungsgang unterhält und nur Äste von ihm den eigentlichen sezernierenden Teil der Drüse zu beeinflussen imstande sind, so macht das für die Beurteilung nur einen geringen Unterschied. Medial der Anlage findet man die Anfänge der Zunge, die sich an dieser Stelle eben durch eine leichte Einkerbung abzuheben beginnt, nach lateral zu liegt die Anlage des Meckelschen Knorpels, der parallel dem Nerven durch das Gesichtsfeld dahinzieht; dieser liegt weiter von der Anlage entfernt, und da die Kapsel der Drüse sich nur ziemlich ungenau gegen das allgemeine Bindegewebe der Umgebung abgrenzen lässt, so ist nicht zu sagen, ob in diesem Stadium der Meckelsche Knorpel einen Einfluss auf die Drüse auszuüben imstande ist, sehr wahrscheinlich will es zurzeit nicht erscheinen. Da die Drüse noch ein ziemlich einheitliches Gebilde ist, so ist es sehr schwer festzustellen, ob überhaupt jetzt schon ein Einfluss vorhanden ist, denn man hat keinerlei sichere Merkmale, an denen man das erkennen könnte, zumal da die Drüse nach distal frei endet, und die geringen Unebenheiten, die sie im allerletzten Teile des Verlaufes zeigt, unmöglich als eine Fernwirkung des Knorpels angesprochen werden können. Worauf diese beruhen, ist uns, wie vieles andere auch, noch ganz unklar, denn wenn man sie auch als Vorstufen der dereinstigen Verzweigung anerkennt, so ist damit noch keine Erklärung gegeben, warum sie entstehen, warum gerade so und warum an dieser Stelle.

Stadium II. (Albert.) Inzwischen hat sich nun die Zunge mehr von der Unterlage abgehoben und erscheint jetzt auf einem Frontalschnitt als ein in die Mundhöhle frei vorspringendes Organ, dadurch tritt auch die Lage der Drüse seitlich der Zunge besser in Erscheinung, und es kann der Raum, in dem sie sich jetzt ausbreiten darf, etwa folgendermassen beschrieben werden: nach lateral ist er begrenzt von der Anlage des Meckelschen Knorpels, dem die Drüse jetzt

schon bedeutend näher gekommen ist wie zuvor; nach medial zu bildet die Zunge resp. der zu dieser verlaufende Nervus hypoglossus die Begrenzung; nach oben ist der Umwachsungsrand der Zunge die Grenze; nach unten besteht eine breite Kommunikation mit der Wangen- und Halsgegend. Schon allein aus diesem Befunde geht hervor, dass, nach welcher Richtung die Weiterentwickelung auch immer erfolgen wird, dies die einzige Stelle ist, wo der Weg nicht durch andere, bedeutendere Organe verlegt ist. In diesem Sinne ist auch die Krümmung der Anlage aufzufassen, die einen nach lateral offenen Bogen zeigt, in dessen Verlängerung man in die Hals- und Wangengegend gelangt. Daher muss dann die Kapsel ein entsprechendes Verhalten zeigen, und es kann nicht überraschend kommen, wenn der distale Teil dieser Kapselanlage schon jetzt die Höhe des Meckelschen Knorpels erreicht und nun beginnt, unter ihm hindurchzutreten. Medial vom Meckelschen Knorpel findet man den Nervus lingualis, doch ist seine Lage zur Drüse jetzt eine ganz andere. Denn während nämlich zuvor der Nerv unter der Drüse dahinzog, finden wir jetzt schon Beziehungen, die als dauernd bezeichnet werden können. Der Drüsenkörper reicht viel weiter hinab als der Nerv, oder mit anderen Worten, es kreuzt sich jetzt der Halsteil der Anlage mit dem Nerven. Wenn wir nun fernerhin bedenken, dass aus dem Halsteile der Ausführungsgang wird, dann erkennt man, dass endgültige Verhältnisse angebahnt sind, denn auch beim erwachsenen Tiere findet man eine Kreuzung des Ganges und des Nerven, und manchen Autoren schien das so bedeutend zu sein, dass sie, darauf fussend, eine Einteilung der Drüsen der Unterzungengegend basiert haben. Wenn man dies nun auch nicht allzu hoch anschlagen will, dann geht zum mindesten deutlich daraus hervor, wie früh sich oft bleibende Verhältnisse anbahnen, und wie weit man mitunter ins Embryonalleben hinabsteigen muss, wenn man die Anfänge bestimmter Endzustände erkennen will.

In der Umgebung der Kapsel findet sich eine Anzahl grösserer und kleinerer Gefässe, die aus verschiedenen Gebieten stammen, und da sie alle zu schwach erscheinen, um die fernere Entwickelung beeinflussen zu können, und da sie zudem keine feste Vereinigung mit der Kapsel eingehen, so ist von einer Bestimmung des Quellgebietes Abstand genommen worden.

Stadium III. (Herbert.) Das folgende Stadium zeigt in bezug auf die Umgebung keine wesentlichen Veränderungen, engere Beziehungen zu neuen Organen sind kaum aufgenommen worden. Durch das Wachstum nach unten und hinten ist es zu erklären, dass jetzt die gesamte Anlage einigermassen dicht an die Anlage des Zungenbeines herankommt und so in nachbarliche Beziehungen tritt zu den an dieser Stelle sich bildenden Organanlagen. Einstweilen ist noch nicht viel davon zu finden, denn wenn auch die Stelle, wo sich dereinst die Zungenbeinmuskeln anlegen, gesehen werden kann, so ist hier alles noch viel zu sehr embryonal, um im eben genannten Sinne gedeutet werden zu können. Irgend einen Einfluss kann das auf die Entwickelung der Drüse jetzt nicht haben, zumal auch die Bindegewebsschicht, die dazwischen gelegen ist, zu breit ist, als dass sie eine Beeinflussung zuliesse. Es ist aber wichtig, dies festzustellen, weil daraus hervorgeht, dass die gesamte Drüsenanlage mit der umgebenden Kapsel ihren Platz wechselt und verlagert wird, dass also eine Verschiebung in der Topographie eintritt und nicht nur eine Weiterausbildung einmal gegebener Verhältnisse stattfindet. Dadurch gewinnt der Prozess den Eindruck eines selbständigen Vorrückens, und es geht daraus hervor, dass die Verlängerung der Anlage, die in der Ausbildung eines typischen Ausführungsganges geschieht, nicht nur durch ein Wachstum und eine Verlängerung des Gesichtes nach vorne, sondern auch durch eine Verlängerung nach hinten zustande kommt. Die Beziehungen zum Nervus hypoglossus

sind vielleicht noch ein wenig innigere wie zuvor, was eben darin seinen Grund haben dürfte, dass die Zunge sich deutlicher herausbildet und andererseits die Drüse nach hinten geht. Die Beziehungen zum Nervus lingualis sind konstante, er hat die Drüse gezwungen, über ihn hinwegzuziehen und sie dadurch veranlasst, einen Bogen zu bilden, er ist gewissermassen der fixe Punkt, um den sich der Gang herumlegt, und es gewinnt dieser Prozess dadurch an Bedeutung, dass an dieser Stelle die Verhältnisse zwischen Gang und Umgebung dieselben bleiben, woraus andererseits die Wichtigkeit dieser Beziehung hervorgeht. Wenn man die Kreuzungsstelle jetzt noch ziemlich dicht hinter der Mündung findet, letztere später aber weiter nach oral gelegen ist, dann kann man daraus folgern, dass eine Verlängerung des vorderen Mundabschnittes eingetreten sein muss; genau wie nach vorne, findet auch eine Verlängerung nach hinten zu statt, während an der Kreuzungsstelle die Lagebeziehung annähernd konstant bleibt. Daher scheint nach der eben gemachten Folgerung ein Wachstum nach hinten und nach vorne zu Recht zu bestehen.

Stadium IV. (Max.) Inzwischen ist nun das Organ entstanden, das durch die ganze kommende Entwickelung den grössten Einfluss auf die Submaxillardrüse ausübt, ich meine die Glandula sublingualis monostomatica, die sich als Epitheleinsenkung lateral von der Submaxillardrüse angelegt hat. Diese laterale Lage wird auch fernerhin beibehalten und wir finden diese Drüse immer in der nämlichen Lagebeziehung zur Submaxillaris, nur an einigen Stellen, wie z. B. in der Gegend des hinteren Randes des Musculus mylohyoideus, ist gelegentlich ein abweichender Befund zu erheben, der dann aber immer aus den mechanischen Verhältnissen dieser Stelle erklärt werden kann, denn nach Aufheben der die Lageveränderung bedingenden Ursache finden wir stets wieder die normalen Verhältnisse.

Auf einen Punkt darf vielleicht schon hier hingewiesen werden, das ist der Umstand, dass eine Kreuzung der Ausführungsgänge, wie wir sie beim Schweine fanden, hier nicht beobachtet werden kann, dort lag die Mündung der Sublingualis, resp. die Anlage derselben, wie auch hier, lateral von der Submaxillaris, aber der eigentliche Drüsenkörper war zum Unterschiede von den Verhältnissen bei der Maus medial von der Glandula submaxillaris gelegen. Dadurch war eine Kreuzung der Ausführungswege eine Notwendigkeit. Wenn man nun diese beiden Verhältnisse miteinander vergleicht, dann findet man hier prinzipielle Verschiedenheiten, die nicht durch einfache lokale Verhältnisse erklärt werden können. Es ist leicht einzusehen, dass ein Organ, das der Drüse an Volumen ziemlich gleichkommt, bei solch engen nachbarlichen Beziehungen, wie es zwischen diesen beiden Speicheldrüsen der Fall ist, auf sie einen bedeutenden Einfluss ausüben muss, der freilich jetzt noch nicht so deutlich in die Erscheinung treten kann, wie später, und der auch weniger den Gang als vielmehr den eigentlichen sezernierenden Teil betrifft. Wir werden weiter unten sehen, dass die Ausbildung des Submaxillarkörpers nach lateral aus diesem Grunde ganz erheblich eingeschränkt wird.

Im vorliegenden Stadium ist die Beeinflussung noch keine so weitgehende, denn die Glandula sublingualis monostomatica ist noch ein relativ kleines Gebilde. Die beiden Mündungen liegen dicht beieinander, doch kann an dieser Stelle von einer Beeinflussung nicht die Rede sein. In der Gegend des Meckelschen Knorpels findet die neue Drüse schon ihr Ende, und da sie zudem während ihres kurzen Verlaufes ziemlich senkrecht in die Tiefe dringt, die Submaxillaris aber mehr schräg verläuft, so nehmen die nachbarlichen Beziehungen zunächst noch nach distal hin ab. Da nun ihr Ende zwischen der Anlage der Submaxillaris und dem Meckelschen Knorpel liegt, so kann sie auf diese Weise den Einfluss jenes auf die Drüse nicht

ausschalten. Hier kann man bereits erkennen, dass sie beginnt, auf die Submaxillaris einen bedeutenden Einfluss zu haben, denn sie legt sich an die Kapsel dieser von lateral und oben an, und nicht viel später dringt sie sogar in jene ein. Durch die Zunahme der Zungenbeinmuskulatur wird der Drüse der weitere Weg für ihr Wachstum vorgeschrieben, und es bleibt kein anderer Ausweg, als zwischen Zunge und Meckelschem Knorpel nach aussen in der Richtung auf die seitlichen Halspartien vorzudringen; dass dies der vorgeschriebene Weg ist, geht aus der Krümmung, die die Anlage als Ganzes hat, deutlich hervor, und es kommt sodann auch gar nicht überraschend, dass man sie als fast halbkugelige Vorwölbung unterhalb der Ebene des Meckelschen Knorpels hervorquellen sieht. Das kommt zum Teil auch dadurch zustande, dass ihr der Nervus hypoglossus resp. die diesem Nerven anliegenden Muskeln einen gewissen Widerstand entgegensetzen. Man kann das wohl daran erkennen, dass an der eben genannten Stelle die runde Gestalt der Kapsel ein wenig abgeflacht ist und hier auch die Elemente des Bindegewebes etwas enger liegen, wenn anders es überhaupt erlaubt ist, jene Erscheinung auf mechanische Kompression zurückzuführen. Das wird nach vorn zu immer deutlicher, weil hier der Raum zwischen den beiden Seiten enger wird. Es könnte das den Anschein hervorrufen, als ob die Drüse nach vorne zu verläuft, anstatt nach hinten. Das ist nun nicht zutreffend. Man darf aber nicht vergessen, dass die Drüse einen nach vorne offenen Bogen bildet, so dass also das Ende der Anlage mehr nach vorne liegt als die mittleren Teile.

Stadium V. (Haenlein.) Entsprechend den früher eingeschlagenen Bahnen des Wachstums wird nun die Gegend des Zungenbeines immer mehr erreicht, wenigstens ist ein Teil der Kapsel nicht allzuweit von diesem Organe entfernt. Damit steht natürlich im Zusammenhang, dass auch die Be-

ziehungen zum Nervus hypoglossus noch innigere geworden sind. An dieser Stelle nun kann man den Einfluss der Umgebung auf die Gestalt der Kapsel recht gut erkennen, denn, wenn schon zuvor gezeigt werden konnte, dass hier die Kapsel nicht mehr ihre alte Form hat, indem sie eine Eindellung erkennen liess, so ist in dieser Beziehung noch mehr geschehen, und die Gestalt ist eine wulstförmige, teilweise eine nierenartige. Wenn man von dorsal her die einzelnen Schnittbilder betrachtet, dann ist die Form der Kapsel, solange sie noch in der Höhe des Meckelschen Knorpels gelegen ist oder nur ein wenig darunter, eine runde, in dem Masse aber, wie sie unter diesem Gebilde hervortritt, ändert sie ihre Gestalt. Zunächst erscheint sie in der Gegend, wo sich jene Verzweigungsfigur des Epithels findet, die oben beschrieben ist, seitlich komprimiert, bedingt durch die Raumbeengung des Meckelschen Knorpels einerseits und der Zungenbeinmuskulatur, speziell des Musculus hyoglossus andererseits. Dadurch bekommt die Kapsel eine mehr lang gestreckte Form, indem ihr Ende fast dieselbe Breite hat wie der Mittelteil. Noch ein wenig weiter, und die Kapsel ist auf der medialen Seite etwas eingezogen und bekommt dadurch eine Gestalt, die ein wenig an die Form einer Niere erinnert. Diese Stelle speziell ist nicht mehr allzuweit von der Anlage des Kehlkopfes entfernt, also einem Punkte, an dem die Organanlagen eigentlich nicht allzu eng liegen.

Aus der Beschreibung dieser Befunde geht deutlich hervor, dass den Organen der Umgebung denn doch ein ziemlich bedeutender Einfluss auf die Gestalt der Drüse zukommt, dass also diese Organe resp. Organanlagen — wenn auch ganz anders aufgebaut und demzufolge der Drüse gegenüber als fremd zu bezeichnen — sehr wohl mit berücksichtigt werden müssen, wenn man sich ein Bild von dem Gange der Entwickelung machen will. Es erscheint zunächst ein wenig be-

fremdlich, dass eine so bedeutende Reihe anderer Organe dabei mit im Spiel sein soll. Man kann es aber ganz gut verstehen, wenn man bedenkt, dass der Einfluss auf eine mechanische Einwirkung, bedingt durch Raumbeengung, beschränkt ist. Ob vielleicht noch andere Reize eine Rolle spielen, kann man nicht sagen, denn sie entziehen sich gänzlich unserer Beobachtung.

Die Frage, wie weit nun die Drüse auf die eben genannten Organanlagen einwirkt, gehört eigentlich nicht mehr in dies Gebiet, es ist auch schwer, dies zu entscheiden; bisher scheint sie wenigstens keine aktive, sondern nur eine passive Rolle zu spielen. Erst dann, wenn Organe mit in die Kapsel hineingewebt werden, wie das z. B. beim Schweine gefunden wurde, kann man in dieser Richtung etwas Positives aussagen, indem nämlich dadurch die beiden Organe mehr oder weniger fest aneinander gekettet werden.

Ein Organ muss noch besonders genannt werden, auf das die Drüse sicher einen bedeutenden Einfluss ausübt, das ist die Glandula sublingualis monostomatica, schon allein deswegen, weil sie innerhalb einer gemeinsamen Kapsel liegen. Dieses Eindringen der letztgenannten Drüse kann im vorliegenden Stadium beobachtet werden, und von nun an bleiben beide Drüsen für alle Zeit treue Nachbarn.

Stadium VI. (Alex.) Der vordere Teil des Ausführungsganges läuft eine Strecke weit unter dem Epithel der Mundhöhle nach hinten, und obwohl beides Epithelgebilde sind und einander ganz nahe kommen, scheint eine gegenseitige Beeinflussung doch nicht stattzufinden. Hingegen macht es den Eindruck, als ob der Umwachsungsrand der Zunge die Lage der Öffnung des Ganges in der Art beeinflusst, wie das oben schon kurz erwähnt wurde. Ein kleines Gefäss, das dicht hinter dieser Stelle im Bogen unter dem Gange dahinzieht, hat weiter keinen Einfluss auf ihn, als dass es geeignet scheint,

ihn in seiner Lage festzuhalten, was ganz in der gleichen Weise auch der Nervus lingualis, wenigstens mit seinem Hauptast, tut. Nicht allzuviel weiter distal findet sich dann neben dem Gange der Gang der Glandula sublingualis monostomatica, ohne dass eine wesentliche Änderung in dieser Beziehung gegen früher zu bemerken gewesen wäre. Der Hauptteil der Drüse ist jetzt schon ziemlich voluminös und liegt bei der nämlichen Schnittführung wie zuvor zum grössten Teil unterhalb der Ebene des Meckelschen Knorpels, der Raum zwischen diesem und den Muskeln der Zungengegend ist jetzt viel zu klein (wenigstens an der Stelle, wo die Drüse liegt), um sie gänzlich aufnehmen zu können. Zwischen Musculus hyoglossus, genioglossus, mylohyoideus und Meckelschem Knorpel findet sich auf Frontalschnitten ein dreieckiger Raum, der zum grössten Teil von der Drüse eingenommen wird, ja am hinteren freien Rande des zuletzt genannten Muskels ragt die Drüse noch ein wenig weiter hinaus und dringt mit einer Spitze um den Muskel herum in das unter ihm gelegene Bindegewebe. Durch das Herabrücken in die Tiefe und nach hinten wird die Drüse zum Teil dem Einfluss der Organe entzogen, dem sie bislang unterstanden hat, an deren Stelle jetzt neue treten; so gelangt denn die Drüse, indem sie alte Beziehungen löst und neue anknüpft, langsam an den Ort, den sie später einnehmen soll.

Der Musculus mylohyoideus verläuft im Bogen anstatt ziemlich gerade, wie er dies später tut, und man kann darin vielleicht eine Beeinflussung durch die Drüse finden, indem nämlich diese durch die Zunahme an Volumen den Muskel einfach nach unten drängt. Distal vom Musculus mylohyoideus findet man den Nervus hypoglossus, der sich von medial an den Drüsenkörper anlegt.

Stadium VII. (Hahn.) Die Zunge hat sich nun weiter herausgebildet, und damit wird auch der Raum zwischen ihr und dem Meckelschen Knorpel relativ immer enger, das

führt schliesslich dahin, dass die beiden Ausführgänge nicht mehr nebeneinander Platz finden können und der der Sublingualis, der sich erst weiter hinten vom Mundbodenepithel löst, eine Strecke weit ein wenig lateral und oben von dem der Submaxillaris gefunden wird. Diese bedeutende Raumveränderung erklärt uns denn auch ganz gut, dass der eigentliche Drüsenkörper ziemlich schnell weiter nach unten verlagert werden muss und so schliesslich ganz aus dem Bereiche des Meckelschen Knorpels herausrückt. Das bezieht sich natürlich nur auf den eigentlichen Drüsenkörper, für die Ausführgänge gelten andere Regeln, sie werden aus naheliegenden Gründen immer Beziehungen zum Meckelschen Knorpel resp. zum Unterkiefer haben.

Auf der Aussenseite des Meckelschen Knorpels findet sich die Anlage seines Belegknochens, des Unterkiefers, der jetzt schon eine ziemliche Ausdehnung zeigt und den Knorpel schalenartig umgibt. Diesem findet sie an der Aussenseite die Anlage des Musculus masseter aufgelagert. Da der Hauptteil der Drüse unterhalb des Meckelschen Knorpels gefunden wird, so kommt es auch gar nicht überraschend, dass nun auch die beiden anderen Organanlagen Beziehungen zur Kapsel aufweisen. An manchen Stellen kommt die Kapsel beiden ziemlich nahe, an anderen hingegen findet sich eine gewisse Menge lockeren Bindegewebes zwischen beide eingestreut, teilweise schiebt sich auch der Musculus mylohyoideus dazwischen, der wenigstens an einzelnen Stellen an der Begrenzung der Kapsel Anteil nimmt, wenn er auch zufolge des oben Gesagten wohl keinen bedeutenden Einfluss auf die Drüse auszuüben imstande sein kann. Hier an dieser Stelle ist der oberste Teil der Kapsel eingekeilt zwischen diesem Muskel und dem Musculus hyoglossus, während der untere Teil angrenzt an die in der Umgebung des Kehlkopfes gelegene Muskulatur. Eine genaue Bestimmung der einzelnen Muskeln ist nicht notwendig, einmal,

weil sie die Kapsel nicht sehr wesentlich beeinflussen, dann aber auch, weil diese Beziehungen noch nicht die definitiven sind.

Wichtiger hingegen ist, dass ein bedeutendes Gefäss sich von lateral und unten anlehnt und der Ausbreitung der Drüse in dieser Richtung eine Grenze setzt. Dies kann man daraus folgern, dass das Gefäss mit in die Wand der Kapsel hineingewebt wird, indem die Adventitia dieses mit den äusseren Schichten der Kapsel verschmilzt. Eine so enge Verwachsung ist die Kapsel noch mit keinem anderen Organe eingegangen, und man kann daraus wohl, ohne zu weit zu gehen, folgern, dass die Vereinigung in bezug auf die weitere Entwickelung von besonderer Bedeutung sein wird, ganz speziell auf die Lagerung der Drüse, denn es wird diese so an das Gefäss gekettet und damit ihre Lage an die jenes gebunden, denn eine so innige Verbindung, wie wir sie hier finden, ist nicht von vorübergehender Bedeutung. Dieser Befund ist auch insofern interessant, weil bei dem Schwein ein ganz Ähnliches gefunden wurde, und weil man wohl daraus schliessen kann, dass es sich um ein Prinzip mit allgemeiner Gültigkeit handeln muss. „Das [1]) Gefäss wird rings von einer Adventitia umkleidet, die bis zu der Stelle, wo es an die Kapsel angrenzt, deutlich zu erkennen ist; hier findet dann eine Verschmelzung der Adventitia mit dem Teil des periglandulären Gewebes statt, das sich dicht an die Kapsel angelegt hat. Diese Vereinigung ist zum Teil so homogen und gleichartig, dass man das Ganze als ein Gebilde ansehen könnte. Es ist diese feste Verknüpfung (die erste, die die Kapsel mit Organen der Nachbarschaft eingeht) nicht ganz gleichgültig für die weitere Entwickelung der Drüse, weil sie hierdurch fest an den einmal angenommenen Platz gebannt wird.“ Auch aus der Ana-

[1]) cf. Nr. 42. S. 73.

tomie des Menschen wissen wir, dass in die Kapsel der Drüse ein Gefäss eingesenkt ist.

Stadium VIII. (Karl a.) Die Mündung der Submaxillaris liegt jetzt unterhalb der freien Zungenspitze, und es beginnt sich um sie eine Falte zu bilden. Damit ist dieser Teil des Ausführungsganges dem Einflusse der Zunge, speziell ihrer Muskulatur, entzogen, und durch seine Lagerung kommt es, dass er nun nach und nach ganz aus der Einwirkungssphäre seiner bisherigen Nachbarn heraustritt und demnach seine weitere Entwickelung unabhängig von diesen erfolgt. Distal vom Zungenbändchen findet sich dann sehr bald der Musculus genioglossus in der Umgebung des Ganges, welch letzteren man jetzt eine ziemliche Strecke lang in dem Spalt finden kann, der sich zwischen diesem Muskel und dem Meckelschen Knorpel ausbreitet; das sind ganz definitive Verhältnisse, nur dass noch an Stelle des Knorpels der Unterkieferknochen treten muss. Ein Einfluss beider Organe auf den Gang ist nicht zu finden, wenigstens ist keine Veränderung an dem Gange festzustellen, die auf eine mechanische Beeinflussung schliessen lässt, es handelt sich also nur um eine einfache Einlagerung in loses Bindegewebe. Das ändert sich auch jenseits der Mündung der Sublingualis nicht, nur dass jetzt beide Gänge ganz in das Bereich der Zunge eintreten.

Nun bleiben die Verhältnisse so, wie sie früher auch waren, bis der hintere Rand des Musculus mylohyoideus erreicht ist. Da der Drüsenkörper noch ein wenig weiter reicht als die Austrittsstelle des Ganges aus ihm gelegen ist, so kann es nicht überraschend kommen, wenn man die hintersten Teile der Drüse in der Gegend der Zungenwurzel findet. Hier liegen nun die Drüsenteile erheblich unterhalb der Unterkieferhöhe in der Nähe des Zungenbeines, also demnach an einer Stelle, die ganz als eine bleibende angesehen werden muss. Die Muskeln, die hier ansetzen, sind daher zum grössten Teile

direkt Nachbarn der Drüse, und mitunter kann man erkennen, dass diese sich um jene herumlegt, indem an der Stelle, wo der Muskel an die Drüse anstösst, eine Vertiefung an ihrer Oberfläche gefunden werden kann.

Da der Ausführungsgang auf dem Musculus mylohyoideus verläuft, dieser aber in der Höhe des unteren Randes des Unterkiefers ausgespannt ist, so ergibt es sich daraus ganz von selbst, dass der mittlere Teil des Drüsenkörpers sich ein wenig mehr nach oben ausdehnen muss, um am hinteren Rande des Muskels den Ausführungsgang in sich aufzunehmen. Von dieser Stelle an verlaufen Gang und Drüsenkörper getrennt nach vorne, indem ersterer über, letzterer unter dem Mylohyoideus liegt. Auf der Aussenseite des Drüsenkörpers findet sich nun auch Muskulatur, und zwar besonders im vorderen Teil, also jenseits der Austrittsstelle des Ganges. Es ist Facialismuskulatur, die an manchen Stellen sogar ganz dicht an den Kiefer herantritt. Einen wesentlichen Einfluss auf die weitere Entwickelung wird man diesen zarten Muskelmembranen kaum zutrauen dürfen, und man geht wohl nicht fehl, wenn man sie nur als eine bedeckende Schicht ansieht. Anders könnte es sich mit der Muskulatur der vorderen Brustwand verhalten, die infolge der Neigung des Kopfes auf die Brust der Drüse stellenweise nahe kommt, und die eine recht kräftige Muskelplatte darstellt, eine Abplattung oder eine Einkerbung an der Stelle, wo beide einander benachbart sind, habe ich in diesem Stadium nicht finden können.

Das Gefäss, von dem zuvor bemerkt werden konnte, dass es in die Kapsel der Drüse eingewebt wurde, hat noch engere Beziehungen bekommen, indem es fast auf der ganzen äusseren Längsseite zu finden ist. Dadurch wird die Drüse nur immer noch fester an den durch das Gefäss bestimmten Platz gebunden.

S t a d i u m IX. (O t t o.) Das nächste Stadium bringt eine

Streckung der Anlage in der Richtung auf den Kehlkopf zu. Das einzige, was man daraus folgern kann, ist, dass eine deutliche Tendenz besteht, nach rückwärts und unten zu wachsen. Eine Beeinflussung der Drüse in ihrer äusseren Gestalt kommt dadurch nicht zustande, nicht einmal die Muskeln, die um den Kehlkopf herumliegen, können in dieser Richtung etwas Typisches bewirken, ebensowenig wie die, die vom Zungenbein zum Kehlkopf ziehen und denen die Drüse zum Teil dicht aufliegt. Hingegen haben die Muskeln der vorderen Brustwand ohne Frage jetzt einen gewissen Einfluss auf die Drüse erlangt, denn die schöne runde Gestalt, die man an ihr erkannte, bevor sie an diese Muskeln angrenzte, gibt sie bald auf, und indem man nun findet, dass der Durchmesser von hinten nach vorn kleiner wird, im Gegensatz zu dem von lateral nach medial, kann man wohl sagen, dass diese Muskeln sich dem weiteren Wachstum in zuvor genannter Richtung hindernd in den Weg stellen und so die Drüse zwingen, ein vermehrtes Wachstum in die Breite einzuschlagen. Eine andere Erklärung kann man dafür kaum finden, und andererseits den Befund an der Muskulatur und der Gestalt der Drüse nur als ein zufälliges Zusammentreffen ohne jede innere Beziehung ansehen zu wollen, hiesse die Situation verkennen. Die Veränderung ist ja freilich keine sehr weitgehende, aber auch solche kleinen dürfen nicht übersehen werden, weil sie uns unter Umständen Fingerzeige geben.

S t a d i u m X. (W i l h e l m.) Die Verlängerung des Ausführganges bedingt es, dass im Folgenden selbst der Teil der Drüse, der als Sekretionshilus angesehen werden muss, nicht mehr so hoch zu liegen kommt wie ehedem, was vielleicht auch zum Teil dadurch bedingt sein kann, dass der Unterkiefer sich mehr ausbildet und beginnt, den M e c k e l schen Knorpel auch auf der lingualen Seite zu umfassen, dadurch wird natürlich der Raum zwischen ihm und der Zunge immer enger, und

wenn auch freilich durch das allgemeine Wachstum neuer Raum geschaffen wird, so reicht das dann doch nicht aus, um der Vermehrung aller hier befindlichen Organe gerecht zu werden. So muss dann die Drüse unterhalb der Ebene des Unterkiefers zu liegen kommen. An dieser Stelle hat die Drüse eine etwas breitere Gestalt, wofür eigentlich kaum ein anderer Grund gefunden werden kann als die Beziehung zur Vena facialis communis, denn als solche muss man das Gefäss erkennen, das sich in die Kapsel eingesenkt findet. Offenbar wird dies Gefäss ein wenig mehr nach lateral verlagert und zieht nun die Drüse, die ja fest an das Gefäss gebunden ist, hinter sich her. So muss denn die Drüse ihre glatte runde Gestalt ein wenig ändern und nimmt eine Form an, die entfernt an ein Dreieck erinnert, allerdings mit abgerundeten Ecken; auf diese Weise füllt sie dann einigermassen den Raum aus, der sich zwischen Musculus mylohyoideus, Unterkiefer, Vena facialis und anderen hier befindlichen Gefässen findet. Selbst ganz vorne, wo die Organe ein wenig weiter auseinander liegen und die Drüse offenbar nicht mehr durch fremden Einfluss in eine bestimmte Form gezwungen wird, begegnen wir nicht der runden Querschnittsform, auch hier zeigt sich eine längliche Figur.

Stadium XI. (F. W.) Die unter der Zunge gelegene Falte, die die Mündung des Ganges enthält, löst sich in ihrem allervordersten Teile von der Unterlage ab, und damit ist nun dieser Abschnitt so selbständig geworden, dass er kaum noch einem Einfluss der Umgebung zugänglich ist, das gilt auch für den Teil, der zwar noch dem Mundboden aufliegt, aber allseitig vom Epithel umgeben ist. Gleich hinter dieser Stelle, also da, wo der Gang sich nach unten senkt, kommt er dem Periost des Unterkiefers ganz nahe, so sehr, dass eine Grenze zwischen diesem Organ und dem um ihn befindlichen Bindegewebe nicht gezogen werden kann. Hier zeigt sich der Gang

nun im Schnitt als ein längliches flaches Gebilde, und man ist versucht, dies auf eine Kompression durch Nachbarorgane zurückzuführen, wenn man aber bedenkt, dass sich hier der Gang nach unten einsenkt, dass man es hier also nicht mit einem Querschnitt, sondern mit einem Längsschnitt zu tun hat, dann sieht man bald ein, dass man aus dem Bilde keinen Schluss auf die Gestalt des Ganges ziehen darf. Weiter distal findet man den Gang dann wieder im Querschnitt, und nun zeigt er auch ganz sein normales Verhalten, er ist rund oder seine Gestalt weicht nur ganz unbedeutend davon ab, wie es eben die individuelle Variation mit sich bringt. Nun zieht er nach hinten, und da er hier eingebettet ist in das lockere Bindegewebe zur Seite der Zunge, so kann man eine mechanische Beeinflussung seiner Form auch nicht erwarten. Auch nicht einmal der Knochen des Unterkiefers, von dem er freilich durch den Gang der Sublingualis getrennt ist, kann ihn in diesem Sinne beeinflussen. Am hinteren freien Rande des Mylohyoideus biegt dann der Gang nach unten um, flankiert auf der medialen Seite von dem Ganglienzellenzug, auf der lateralen aber von dem Ductus sublingualis. Hier ist Platz genug vorhanden, und wenn auch nur spärlich Bindegewebe zwischen den einzelnen Organen liegt, dann kann man doch auf das Fehlen einer bedeutenden Pression schliessen.

Der Drüsenkörper steht natürlich zum Teil mit ganz anderen Organen in nachbarlichen Beziehungen, so ganz speziell der vordere Teil, der unter dem Mylohyoideus weit nach vorne reicht. Nach lateral von der Drüse findet sich bald die äussere Haut, die jedoch an keiner Stelle direkt mit ihr in Berührung kommen kann, da sich zwischen beide Facialismuskulatur einschiebt, es kommt noch hinzu, dass sich, wenn auch nur wenig, so doch ganz lose angeordnetes Bindegewebe an dieser Stelle findet, so dass man weder der Haut, noch der ziemlich schwachen Hautmuskulatur einen Einfluss auf die Form der Drüse zuerkennen kann.

Da, wo beide Drüsen in der Mittellinie zusammentreffen, scheinen sie sich bis zu einem gewissen Grade abzuflachen, denn hier ist die Querschnittsfigur nicht so gleichmässig auslaufend wie lateral, sondern mehr plötzlich abgeschnitten. Am hinteren Pole, da wo die Drüsen einigermassen spitz zulaufen, findet sich zwischen ihnen eine bald an Umfang zunehmende Bindegewebsmenge, die noch ein wenig weiter dorsal durch einen Muskelstreifen ersetzt wird. Ein wenig vor dieser Stelle kommen mit den grossen Gefässen eine Reihe von Lymphknoten in die Nähe der Drüse, ohne jedoch mit der Kapsel direkt in so nahe Beziehungen zu treten, dass sich daraus ein Einfluss auf diese ergeben könnte. Der hinterste Teil wird nach aussen und unten fast ganz von diesen Lymphknoten gegen die Umgebung abgegrenzt. Zu den anderen Organen bestehen im wesentlichen die nämlichen Beziehungen wie zuvor.

Stadium XII. (Gustel.) Die Lymphknoten haben an Masse zugenommen und sie lassen zwischen dem Zungenbein und den zu diesem gehörigen Muskeln nur einen schmalen Spalt, in den hinein sich die Drüse bei ihrem weiteren Wachstum zwängen muss, man kann also eine deutliche, wenn auch nicht sehr weitgehende Beeinflussung der Epitheldrüse durch eine Bindegewebsdrüse finden. Auch dieses ist wiederum prinzipiell wichtig, weil es einen der Punkte der gegenseitigen Beeinflussung darstellt. Wie hier die Lymphdrüsen den Weg weisen, so zwingt ein wenig weiter oral die Muskulatur der Zunge die Drüse, nach oben zu eine platte Begrenzungslinie anzunehmen, an Stelle der bogenförmigen, die weiter dorsal zu finden war. Im übrigen gelten die Verhältnisse von früher, die nicht noch einmal wiederholt zu werden brauchen.

Stadium XIII. (Rollo.) Inzwischen ist nun die Ampulle entstanden, die im Bereiche des eigentlichen Unterkiefers liegt. Infolge der spitzen Gestalt dieses Knochens findet sich

im vorderen Teile zwischen den beiden Unterkieferkörpern ein schmaler Raum, der im wesentlichen mit Bindegewebe angefüllt ist, und der nach der Mundhöhle zu durch den Epithelbelag einen Abschluss findet. In diesem Raum nun ist die Ampulle eingebettet, und wenn sie ihn auch nicht ganz ausfüllt, so nimmt sie doch einen nicht unbedeutenden Teil desselben für sich in Anspruch. Die Gestalt der Ampulle ist eine länglich ovale (im Querschnittsbilde) und daher kommt es denn auch, dass das Bindegewebspolster auf der lateralen Seite ein ziemlich starkes sein kann, denn in der Mittellinie stossen beide Ampullen aneinander, allerdings nicht so, dass das Epithel der einen direkt an das der anderen grenzt, es findet sich immer noch ein wenig Bindegewebe dazwischen. Seitlich und ein wenig näher der Zunge findet sich der etwas erweiterte Gang der Sublingualdrüse, unter der Ampulle sieht man Muskulatur. Von all diesen Organen kommt keines ganz dicht an die Ampulle heran, so dass man jetzt daraus keine Einwirkung auf die Form ableiten könnte, und es bleibt daher ganz unklar, warum die Ampulle gerade dieses Querschnittsbild zeigt, das auf dem ersten Bild ohne Frage eine Übereinstimmung mit dem Raume zwischen den beiden Teilen des Unterkiefers zu bieten scheint. In dem Masse, wie die Ampulle an Umfang abnimmt und der Raum breiter wird, kommt der Gang der Sublingualis neben den der Submaxillaris zu liegen, der offenbar trotz des dort noch vorhandenen Bindegewebes keinen Platz mehr gefunden hatte. Nun ziehen alle vier nahe beieinander nach distal, und wenn sie noch anfänglich alle in dem gleichen Abstand voneinander waren, dann ändert sich das ziemlich bald, indem der Zwischenraum in der Mitte immer grösser wird. Hier ist der Gang drehrund, und man kann keinerlei Einfluss der Umgebung erkennen. Das Bindegewebe, das ihn umhüllt, trennt ihn von der Nachbarschaft und lässt engere Beziehungen nur zum Sublingualgang erkennen. Während

dieser anfänglich ein wenig lateral und oben von dem der Submaxillaris lag, dann aber neben ihm verlief, ändert sich das Bild bald, indem ersterer Gang nun ein wenig unterhalb der Ebene des anderen zu liegen kommt, später allerdings zieht er wieder hinauf und nimmt die alte Lagebeziehung ein. Ein Grund hierfür ist nicht zu finden, und es kann aus der Untersuchung der Organe der Nachbarschaft keine Erklärung gegeben werden. An dieser Stelle findet sich wieder einmal eine Asymmetrie in der Ausbildung der beiden Seiten des Embryo, denn die ganze Lageveränderung ist auf der einen Seite weniger gut zu erkennen als auf der anderen. So bleiben die Verhältnisse bis zum hinteren Rande des Mylohyoideus, wo beide Gänge dann so liegen, dass (auf einem Frontalschnitt) der Ductus sublingualis über dem Ductus submaxillaris gefunden wird. Beide Gänge sind auch hier reichlich von Bindegewebe umgeben, so dass eine Einwirkung aufeinander oder von der Umgebung her nicht anzunehmen ist. Inwieweit der Mylohyoideus selbst den Gang beeinflusst, geht aus Rekonstruktionen hervor, aus denen sich ergibt, dass der Gang im Bogen um den hinteren Rand des Muskels herumbiegt. Auf diese Weise muss der Gang eine bestimmte Länge annehmen, die mit der des Musculus mylohyoideus zusammenfällt, und es kann auch insofern eine Einwirkung angenommen werden, als der Muskel den Gang hindert, sofort in die Tiefe einzudringen. Eine scharfe Knickung, wie man sie vermuten könnte, wie sie freilich im Sinne eines bequemen Sekretabflusses nicht zu wünschen ist, liegt an dieser Stelle nicht vor, vielmehr zieht der Gang im Bogen um den freien Rand des Muskels herum. Der hinterste Teil der Drüse findet sich in der Höhe des Kehlkopfes und zeigt ein ganz schmales flaches Ende, so dass man wohl zu der Vermutung berechtigt ist, er habe diese Form angenommen, weil die anderen hier befindlichen Organe, der Kehlkopf resp. die zu diesem gehörenden

Muskeln und die reichlichen Lymphdrüsen ihm nicht mehr Platz liessen. Nach vorn zu wird das bald besser, denn indem die einzelnen Organe auseinander weichen, kann die Drüse bald ihre typische Form annehmen. Relativ schnell stösst sie an die Drüse der Gegenseite, und da beide sich auf eine ziemlich weite Strecke hin gegenseitig abflachen, kann man wohl auf eine Beeinflussung schliessen. Infolge ihrer grösseren Ausdehnung kommt die Drüse immer ausgiebiger mit den Organen der Halsgegend in Berührung, wenn auch viele davon für die weitere Form und Entwickelung ganz belanglos sind.

Stadium XIV. (August.) Die Ampulle untersteht jetzt mehr dem Einfluss der Umgebung wie zuvor, wenigstens ist die annähernd runde Form aufgegeben und zeigt an einigen Stellen eine Abplattung, die zum Teil so weit geht, dass die Form des Lumens der einer Sichel ähnlich wird, die Konkavität dem Musculus genioglossus zugewandt. Daraus ist man wohl zu folgern berechtigt, dass dieser Muskel der weiteren Ausbildung der Ampulle einen Widerstand entgegensetzt, wenn er auch nicht direkt an sie anstösst, sondern immer noch eine freilich dünne Schicht von Bindegewebe dazwischen gefunden werden kann. Eine Unregelmässigkeit des Querschnittbildes an einigen anderen Stellen mag wohl eine nämliche Ursache haben. Die Gänge einer Seite liegen dicht nebeneinander, und aus dem Umstande, dass sie nach medial vielfach ihre runde Form aufgegeben haben und flach gedrückt sind, kann man erkennen, dass die Ursache dafür in einer gegenseitigen Beeinflussung infolge von Raummangel zu suchen ist. Trotzdem hier nun ohne Frage Epithelien auf Epithelien eingewirkt haben, und obwohl dieselben vielerorts ganz dicht beieinander liegen, kann man doch an anderen Stellen wieder deutlich zwischen den beiden Gängen feinste Kapillaren finden. Da nun auch an diesen Stellen die nämliche Abplattung gefunden wird, so kann man daraus folgern, dass eine Beeinflussung

benachbarter Epithelteile aufeinander — und wenn man das ein wenig weiter fasst, überhaupt benachbarter Organe aufeinander — auch durch eine zwischengelegene fremde Gewebsschicht zustande kommen kann. Dass dies in der Mehrzahl der Fälle Bindegewebe sein wird, geht aus der Rolle, die dieses im Organismus spielt, hervor. Auffallend ist, dass die eine Seite des Ganges abgeplattet ist, während die andere häufig rund, auf jeden Fall viel weniger beeinflusst gefunden wird. Im weiteren Verlauf erscheint der Gang bald von lateral nach medial, bald von oben nach unten zu komprimiert, je nach den lokalen Verhältnissen, man kann dann auch immer nachweisen, dass an der Seite der Abflachung sich andere Organe in bedeutenderer Nähe befinden, die dann hierfür verantwortlich gemacht werden müssen. Aus alledem ergibt sich, dass die Gestalt des Ausführganges, sobald sie von der runden Form abweicht, nicht als etwas Besonderes angesehen werden darf, sondern nur als der Ausdruck einfacher mechanischer Verhältnisse.

Die Sublingualis, die der Drüse lateral anliegt, beeinflusst ihre Gestalt naturgemäss ziemlich weitgehend, indem sie die Ausbreitung nach lateral zum Teil unmöglich macht. Daher erstreckt sich auch der vordere Teil ziemlich oralwärts, und wenn er hier im Schnitt auf der dem Halse zugewandten Seite eine konkave Begrenzungslinie zeigt, dann ist das nur eine Folge der Auflagerung auf die dort befindlichen Organe, die selbst eine derartige Gestalt haben; also ist dann auch dies nur der Ausfluss mechanischer Beziehungen.

Stadium XV. (Hild.) Die unregelmässige Gestalt der Ampulle ist auch jetzt noch zu finden und es lässt sich aus der Umgebung mancherlei Beziehung dazu ableiten, vielleicht findet auf diese Weise eine bessere Ausnutzung des zur Verfügung stehenden Raumes statt unter gleichzeitiger Wahrung der bindegewebigen Hüllen. Bei der Betrachtung dieser Zustände

darf man nicht vergessen, dass auch innerhalb des Ganges ein gewisser Druck herrscht, über den wir aber nur mit grosser Vorsicht Aussagen machen können. Nur soviel kann gesagt werden, dass die Gestalt der Ampulle, wenn sie aus Druckverhältnissen erklärt werden soll, das Produkt des innerhalb und des ausserhalb wirkenden Druckes ist. Ein wenig vor ihrem Ende erscheint die Ampulle flach gedrückt, und es ist noch eine unsichere Sache, ob das nicht vielleicht durch die jetzt bedeutend zunehmende Erweiterung des Ductus sublingualis zu erklären ist.

Die oben gemachte Beobachtung, dass der Gang der Sublingualis unterhalb der Höhe des Ganges der Submaxillaris zu liegen kommt, findet nun eine weitere Ausbildung, und es kommt an einer nicht zu kleinen Strecke dahin, dass jener Gang direkt unterhalb des letzteren zu finden ist, das erinnert ein wenig an die Verhältnisse beim Schweine, bei dem es dann allerdings zu einer Kreuzung kommt, was nun freilich hier nicht der Fall ist. Das ist ohne Frage eine Folge mechanischer Verhältnisse, denn der Spalt zwischen dem Musculus genioglossus und dem Unterkiefer, in dessen spitzem Abschnitt beide Gänge liegen, ist nicht breit genug, um sie nebeneinander aufzunehmen. Sobald nach dorsal zu der Raum wieder ein wenig breiter wird, nehmen auch die Gänge wiederum ihre alte Lagebeziehung zueinander ein, freilich hat der Spalt seine Gestalt geändert, so dass zu einer Lagerung untereinander überhaupt kein Platz mehr ist. Die inzwischen einsetzende Differenzierung der Glandula sublingualis monostomatica macht eine genaue Grenzbestimmung dieses Organes möglich und man kann feststellen, dass diese Drüse im vorderen Teile vorwiegend lateral und oben von der Submaxillaris gefunden wird, hier wie in einem Ausschnitt jener liegend, nach hinten zu dehnt sie sich dann immer weiter nach unten aus und bedeckt zum Schluss fast die ganze laterale Begrenzung der Submaxillaris.

Stadium XVI. (H.) In bezug auf den Ausführungsgang und die Beziehungen zu seiner Umgebung ist eine Änderung kaum eingetreten, vielleicht darf erwähnt werden, dass im hinteren Teil seines Verlaufes sich unter ihm ein ziemlich derbes Faszienblatt findet, das, vom Unterkiefer zum Musculus mylohyoideus ziehend, eine natürliche Unterlage für beide Gänge bildet.

Das vordere Ende der Drüse ist nicht ganz einheitlich, so dass man auf Schnitten, die gerade diesen Teil treffen, einzelne Epithelbezirke findet, die durch eine relativ bedeutende Menge Bindegewebe getrennt sind, daraus scheint hervorzugehen, dass der Drüsenkörper einige, wenn auch kleine Fortsätze oder Warzen besitzt. Es kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass diese Bildung unabhängig von dem Bindegewebe entstanden ist, und dass dieses nur den zwischen den einzelnen Fortsätzen entstandenen Raum einfach passiv ausfüllt. Solche Fortsätze konnten auch seinerzeit beim Schweine gefunden werden und sind demnach nichts für die Maus Charakteristisches. Am oberen lateralen Ende kommt die Drüse in die Nähe der Parotis, die an dem viel lockeren Gefüge leicht erkannt werden kann. Das um dieses Organ befindliche Bindegewebe verwebt sich mit der Kapsel, doch kann das kaum einen Einfluss auf die Gestalt der Submaxillaris ausüben, einmal weil die Parotis ein viel zu zartes Gebilde ist, denn sie ist in ihrer Organisation noch nicht soweit vorangeschritten wie die Submaxillaris selbst, dann aber auch, weil die Berührungsfläche eine viel zu kurze ist. Auch hier finden sich demnach wieder Ähnlichkeiten mit dem Schweine, denn wenn auch dort die Parotis einen viel breiteren Raum einnahm, und es so kam, dass auf bestimmten Schnitten die Submaxillaris ganz in Parotisgewebe eingebettet gelegen war, so liess sich auch dort ein Einfluss auf die Submaxillaris in keiner Weise feststellen, die Organe waren benachbart ohne

gegenseitige Beziehungen. Die Verhältnisse zu den anderen Organen der Umgebung sind die früheren und den bleibenden schon im ganzen und grossen gleich, eine Änderung findet nun nicht mehr statt, ganz besonders auch nicht in bezug auf die Muskeln des Halses.

Stadium XVII. (T. V.) Im vorderen Teile des Ausführungsganges hat die Ampulle ganz bedeutend an Umfang gewonnen und beide füllen nun, nebeneinander liegend, den Raum zwischen den Unterkieferhälften, wenigstens den vorderen Teil desselben, fast vollständig aus, so dass nur noch eine ganz unbedeutende Menge von Bindegewebe zwischen ihnen und dem Knochen zu finden ist. Dass hier die Ampulle eine längliche Gestalt haben muss, erklärt sich ganz einfach aus den lokalen mechanischen Verhältnissen, denn auf diese Weise ist eine bessere Ausnutzung des einmal gegebenen Raumes möglich. Hier wirkt nun ohne Frage der Knochen, also letzten Endes auch Bindegewebe, auf die Gestalt des Epithelganges formgebend ein. Wir finden demnach hier wieder eine Stütze für die oben gemachte Annahme, dass das Epithel das Bindegewebe und dieses wiederum das Epithel zu beeinflussen imstande ist. Diese gegenseitige Beeinflussung braucht nicht immer an ein und derselben Stelle und auch nicht in demselben Stadium zu geschehen und kann auf verschiedene Teile der Drüse und verschiedene Arten des Bindegewebes sich erstrecken, so findet z. B. hier eine Beeinflussung des Knochens kaum statt, es sei denn, dass man eine leichte Rinnenbildung, die gerade an der Stelle gelegen ist, wo die Ampulle sich findet, auf diese Ursache zurückführen will. Wenn man aber bedenkt, dass auch schon zuvor eine Andeutung der Rinne gefunden wurde und diese auch bei anderen Tieren gesehen wird, die eine Ampulle nicht besitzen, dann wird man kaum einen Zusammenhang annehmen dürfen. Die Sublingualdrüse reicht jetzt viel weiter nach vorn und nimmt auch mehr Platz ein

wie zuvor, so erhält man denn Bilder, auf denen der vordere Teil der Submaxillaris als kurzer schmaler Streifen zu sehen ist, während die Sublingualis eine Fläche einnimmt, die um das Sechs- bis Achtfache grösser ist, es drängt demnach diese Drüse im vorderen Teil die Submaxillaris ganz nach medial. So wird denn diese immer mehr von der Hautbedeckung und der mimischen Muskulatur des Gesichtes und Halses abgedrängt, da aber, wo die Submaxillaris unterhalb der Sublingualis nach aussen drängt, finden sich wieder die alten Beziehungen zur Haut wie auch zuvor. Von verschiedenen Seiten treten grössere Muskeln an die Drüse heran, doch können sie auf die Gestalt derselben kaum mehr Einfluss haben.

Ganglion sublinguale. Gelegentlich der Besprechungen der Organe der Umgebung konnte schon darauf hingewiesen werden, dass dem Nervus lingualis und dem zu ihm gehörigen Ganglion sublinguale ein bedeutender Einfluss auf die Entwickelung der Drüse zuerkannt werden muss, ganz in Analogie zu den Verhältnissen beim Schweine, wo seinerzeit nachgewiesen werden konnte, dass die im Bindegewebe der Submaxillaris älterer Embryonen gelegenen Ganglienhaufen einerseits und die in der Zunge befindlichen andererseits einer gemeinsamen Matrix entstammen. Es konnte gezeigt werden, dass von dem anfänglich einheitlichen Ganglion sich ein Zapfen ablöst, der dann im Verlaufe der weiteren Entwickelung die einzelnen Ganglienhaufen in der Submaxillaris abspaltet, während der Hauptteil in die Zunge eindringt und ebenfalls in einzelne Haufen zerfällt. Es lag nun nahe zu untersuchen, wie die Verhältnisse bei der Maus liegen würden, und gleichzeitig festzustellen, ob nicht die Ganglienzüge durch ihre Festigkeit einfach mechanisch die Entwickelung der Epithelien beeinflussen, oder ob vielleicht das Umgekehrte der Fall ist.

Auffallend war die Breite des Ganglienzellenzuges, die in vielen Stadien gefunden wurde. Dieser Zug begleitete oft auf lange Strecken hin die Ausführgänge und nahm an manchen Stellen solche Dimensionen an, dass er z. B. im Hauptseptum die Masse desselben beeinflusste, wenn nicht sogar direkt darauf bestimmend einwirkte.

Stadium I. (Helene.) Zur Zeit der Entstehung der Submaxillaris kann man den Nervus lingualis überall als deutlichen Strang erkennen, der im Bogen unter der Drüse dahinzieht und sich mehr dorsal mit dem zur Anlage des Unterkiefers gehörenden Nervus alveolaris inferior vereinigt. Der vordere Teil dringt von unten in die Zunge ein, sich dann zwischen die einzelnen Muskelanlagen verlierend. Direkt unterhalb der Anlage (denn diese ist noch nicht um ihn herum nach unten gewachsen) hat er etwa die halbe Breite des Epithelzuges, allenthalben gibt er feine Nervenfäserchen zum Bindegewebe der Kapselanlage ab, die in allen möglichen Richtungen verlaufen und vielfach bis ziemlich dicht an das Epithel verfolgt werden können. So kündigt sich denn bereits hier das enge Verhältnis zwischen der Drüse und dem Nerven an, das durch jenen bekannten Versuch der Reizung der Chorda tympani bewiesen wird. An einer Stelle findet sich an den Nerven angelagert, gleichsam an ihn angeklebt, eine Anzahl von Zellen, die sich durch ihre dunklere Färbung und durch die enge Lagerung der einzelnen Elemente charakterisieren lässt. Diese Zellanhäufung liegt hauptsächlich an der Unterseite des Nerven, wenigstens sind nicht mit Sicherheit Zellen dieser Art auf seiner Konkavität festzustellen. Die Zelle als Einzelindividuum ist rund, primitiv und unterscheidet sich in ihrer Form kaum von dem umliegenden Bindegewebe, wodurch die Abgrenzung sehr erschwert wird, und wenn, wie über dem Nerven die Zahl der Zellen offenbar eine ganz geringe ist, dann ist es oft kaum zu entscheiden, ob es sich hier

um Bindegewebszellen oder um andere Zellen handelt. Das Plasma der Zelle ist wohl ein wenig dunkler, als das der umliegenden Bindegewebszelle, was seinen Grund darin haben dürfte, dass die Zelle die Farbe stärker aufgenommen hat. In dieser Beziehung findet sich manche Übereinstimmung mit dem Befunde beim Schweine. „Die [1]) Grösse der einzelnen Zellen unterscheidet sich nicht oder doch nur wenig von der der Zellen des umliegenden Bindegewebes, von denen sie am besten durch ihre Färbbarkeit, dann aber auch durch die Anordnung der einzelnen Elemente getrennt werden können. Die ganze Masse der einzelnen Zellen tingiert sich wesentlich dunkler, als die Bindegewebszellen der Nachbarschaft, auch sieht man innerhalb der überall deutlichen Zellmembranen ausser dem Zellkern eine grössere oder kleinere Anzahl von kleinen Körnchen, die in bezug auf ihre Grösse wohl wesentlich voneinander differieren, aber kein Prinzip einer besonderen Anordnung erkennen lassen."

In mancher Beziehung ist aber ein Unterschied festzustellen, weil die Anordnung der Zellen in einzelne Gruppen hier zurzeit nicht beobachtet werden kann, obwohl man zu der Annahme berechtigt ist, dass die beiden untersuchten Embryonen dasselbe Stadium der Entwickelung zeigen, weil die Befunde an den Epithelien fast die nämlichen sind. In der Gegend des Ganglienhaufens findet sich eine Anzahl von Kapillaren, die an den die Wand bildenden flachen Zellen und an den in ihnen befindlichen kernhaltigen roten Blutkörperchen leicht erkannt werden können.

Nach der eben gegebenen Schilderung kann es wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass es sich hier um das Ganglion sublinguale handelt, das als sympathisches Ganglion aufzufassen ist und dessen Zusammenhang mit dem Nervus lingualis

[1]) cf. Nr. 42. S. 86. Z. 8 v. o.

durch den oben gemachten Befund klargelegt wird. Eine andere Frage ist nun die nach der Herkunft der Ganglienzellen. Es ist wohl anzunehmen, dass der Nerv sie vom Zentralorgan mitgebracht hat, mit anderen Worten, dass sie vom Ganglion Gasseri stammen, denn dass sie an dieser Stelle autochthon entstanden sein sollten, ist ebenso unwahrscheinlich wie die Annahme, dass Teile des Nerven sich zu Ganglienzellen umgebildet haben könnten, beides ist wenig einleuchtend. Wenn das erstere zutrifft, dann wird man natürlich fragen, warum nun gerade an dieser Stelle der Nerv die Ganglienzellen zurückgelassen hat, und warum sich nicht allenthalben solche Haufen finden. Hierauf müssen wir die Antwort schuldig bleiben, denn aus dem anatomischen Bilde kann ein wirklicher Grund nicht gefunden werden, man kann vielleicht annehmen, dass die Gegenwart der Drüsenanlage hierbei eine Rolle spielt, doch ist dies einmal noch nicht sicher, da dann zunächst noch zu entscheiden wäre, ob überhaupt jetzt das Epithel durch die Bindegewebsschicht hindurch einen solch bemerkenswerten Einfluss auszuüben imstande wäre, und zum zweiten dann auch festgestellt werden müsste, welcher Art diese Reizwirkung ist, denn dass es sich hier nicht um einfache mechanische Kompressionsverhältnisse handelt, geht aus der Untersuchung der Zellen und aus den oben an den verschiedenen Stellen mitgeteilten Befunden wohl eindeutig hervor.

Stadium II. (Albert.) Das nächste Stadium bringt noch keine irgendwie bedeutende Veränderungen, zwar ist der Epithelgang jetzt um den Nerven herumgewachsen, und demzufolge befindet sich das Ganglion von nun an zwischen der Mundhöhle und der Terminalbildung der Drüsenanlage, doch ist dadurch keine Weiterbildung des Ganglion selbst entstanden, im Gegenteil die Abgrenzbarkeit gegen die Zellen der Umgebung ist vielleicht eine schlechtere wie zuvor; eine Weiterbildung im Sinne der Aussendung von Sprossen ist auch

noch nicht zu finden. Das deutet darauf hin, dass ein gewisser Stillstand in der Entwickelung eingetreten sein muss, und dass offenbar erst dann eine Weiterbildung des Ganglions einsetzt, wenn auch der Epithelgang bedeutendere Sprossen gebildet hat. Darin kann man vielleicht eine Bekräftigung der oben ausgesprochenen Vermutung finden, dass das Epithel für die Entwickelung des Ganglions von Bedeutung ist, dass also der Ganglienzug zunächst dem Epithel folgt. Die Gestalt des Ganglions ist die einer Walze oder einer Spirale, die den Nerven zum grössten Teil auf der Unterseite, zum geringeren Teil auf der oberen Seite umgibt, sich somit um den Nerven herumbiegen muss. Die bedeutendere Ausdehnung auf der unteren Seite ist nur eine Vorstufe späterer Verhältnisse, denn von hier gehen die zur Drüse gehörenden Abschnitte aus. Beim Schwein fand sich an dieser Stelle eine deutliche Vorbuchtung in der Ganglienmasse und es konnte gezeigt werden, dass aus diesem Zapfen der zur Drüse ziehende Ast des Ganglions wird. Hier bei der Maus ist die Abgrenzbarkeit nun leider eine so schlechte, dass man nicht genau feststellen kann, ob nicht vielleicht jetzt schon sich solch ein Fortsatz zu bilden beginnt.

Was nun die Lagerung der einzelnen Zellen angeht, so sind die Verhältnisse als ganz primitive anzusehen, denn eine Anordnung zu Gruppen besteht nicht, und es lässt sich auch keine Tendenz nachweisen, die als Vorstufe einer Gruppenbildung aufgefasst werden könnte. Die Zellen liegen genau so lose oder so dicht, wie die des umliegenden Bindegewebes, und auch die Grösse ist von annähernd derselben Ordnung. Damit stimmt auch die Gestalt der Zellen überein, denn man findet fast ausnahmslos runde, so dass man wohl mit Recht annehmen kann, die wahre Gestalt der Zellen sei die einer Kugel.

Stadium III (Herbert) und Stadium IV (Max).

Es scheint, als ob der Stillstand in der Entwickelung noch weiter anhält, denn beide nun folgenden Stadien bringen nichts Neues, das Ganglion erscheint immer noch als Walze, durch das hindurch der Nerv tritt und seine Abgrenzbarkeit gegen das Bindegewebe der Umgebung hat ebenfalls keine Fortschritte gemacht, wenn auch absolut an Masse gewonnen worden ist. Eine Vergrösserung des Organes im Verhältnis zu den Organen der Umgebung ist nicht eingetreten.

Stadium V. (Haenlein.) Zu dieser Zeit zieht der Nerv im Bogen unter dem Ausführungsgange, nahe der Mündung der Drüse, hin und steigt dann ziemlich steil zur Zunge auf. An der Stelle seiner stärksten Krümmung findet sich das Ganglion, das jetzt besser von der Umgebung unterschieden werden kann, aber in seinen Grenzen noch immer nicht ganz genau festzustellen ist, d. h. mit anderen Worten, die Gestalt und Färbbarkeit der Ganglienzellen ist noch eine primitive, und daher kaum verschieden von den Bindegewebszellen. Das Ganglion hat an Masse bedeutend gewonnen, und wenn zuvor der Nerv etwa halb so breit war wie das Ganglion, übertrifft dieses jenen jetzt um das Mehrfache. Der Hauptteil des Ganglions liegt jetzt erst recht unterhalb des Nerven, wie das ja auch so sein muss im Hinblick auf die kommenden Stadien. Die einfache Walzenform, durch die der Nerv gleichsam wie durch eine Muffe dahinschlüpfte, ist aufgegeben worden, und an ihre Stelle tritt eine mehr unregelmässige Begrenzungslinie, nach der Zunge zu findet sich ein kleiner Zapfen, nach unten zu aber ein grösserer Fortsatz, der sich nach der Mitte ein wenig zuspitzt, im übrigen aber ziemlich breit an das Bindegewebspolster der Submaxillaris anstösst, ohne doch bis jetzt in dasselbe einzudringen. Dieser untere Zapfen ist für die Submaxillaris bestimmt und aus ihm entwickelt sich in der Folge die ganze in der Drüse gelegene Ganglienmasse.

Wenn es nun in früheren Stadien den Anschein hervor-

rief, als ob das Ganglion einfach an den Nerven angelegt sei, so dass dieser in seiner Lage dadurch nicht beeinflusst werden könne, vielmehr jenes notwendigerweise die Stelle einnehmen müsse, die ihm durch den Nerven bestimmt würde, ändert sich jetzt das Verhalten derart, dass das Ganglion als das voluminösere Organ nicht so leicht seinen Platz aufgeben kann und so der Nerv durch jenes gezwungen wird, in seiner Lage auszuhalten. In dieser Beziehung findet sich wiederum eine Übereinstimmung mit den Verhältnissen beim Schweine, denn da sieht man ganz an der gleichen Stelle das Ganglion und kann auch die nämlichen Korrelationen in bezug auf Grösse und Ausdehnung konstatieren. „Es[1]) macht den Eindruck, als wenn das Ganglion ein schnelleres Wachstum zeigt als sein zugehöriger Nerv, denn während zu Anfang der Querschnitt dieses den jenes bei weitem übertraf, haben sich die Verhältnisse völlig umgekehrt, und wenn zu Anfang das Ganglion an den Nerven „angeklebt" zu sein scheint, so macht es jetzt den Eindruck, als ob das Ganglion den Nervus lingualis so fest halte, dass eine Verschiebung des letzteren gegen das ihn umgebende Bindegewebe unmöglich geworden ist."

Es scheint sich demnach bei der Bildung dieser Organe um ganz allgemeine Gesichtspunkte zu handeln, wenn freilich auch eine individuelle Verschiedenheit gefunden wird, indem die ganze Form des Ganglions gegenüber der der Maus eine andere ist.

Das Ganglion scheint in allen seinen Teilen einen gleichmässigen Aufbau zu haben, denn die Gestalt der Zellen ist immer die nämliche, welche Stelle man auch untersucht, sowohl der über, als auch der unter den Nerven gelegene Teil zeigt grosse glasige Zellen, die ziemlich eng liegen und demzufolge auch mitunter eine längliche Gestalt zeigen, wenn

[1]) cf. Nr. 42, S. 85. Z. 5.

freilich die Grundform eine runde oder ovale ist. Eine Pressung der Zellen scheint aber doch nicht stattzufinden, wenigstens sind diese nicht so stark verändert, dass man eine bestimmte Verlaufsrichtung der Achse benachbarter Zellen finden könnte, sie laufen in allen nur möglichen Richtungen, und dies, sowie der Umstand, dass die Zellform unabhängig von der Dichtigkeit zu sein scheint, spricht dafür, dass diese nicht durch mechanische Einflüsse bedingt sein kann, sondern eine den Zellen eigentümliche ist. Die Zellen sind etwa so gross wie die des umliegenden Bindegewebes, unterscheiden sich aber von diesen ganz deutlich dadurch, dass der Zelleib dunkler erscheint, weil er die Farbe stärker aufnimmt; durch in die Zelle eingelagerten kleinen Körnchen, die eine ausgesprochene Verwandtschaft zur Farbe zeigen, ist der Gesamteindruck, den die Zellen hervorrufen, nur noch dunkler. Dies und die enge Lagerung sind dann auch die beiden einzigen Kriterien, mittels deren man eine Trennung vom umliegenden Bindegewebe durchführen kann, und selbst dann ist es oft schwer zu entscheiden, ob eine bestimmte Zelle zum Bindegewebe oder schon zum Ganglion gehört.

Beim Schwein fand sich zu Anfang eine Gruppierung der Ganglienzellen in einzelne Haufen resp. Bezirke, die freilich nicht gerade sehr deutlich war und deren Bedeutung nicht mit Sicherheit erkannt werden konnte, aus dem Umstande, dass sie aber in dem nächstfolgenden Stadium auch noch gefunden werden konnten, erhellt, dass es sich nicht um eine transitorische Bildung handelt, dass man ihm also weitere Bedeutung zumessen muss. Da wir nun hier bei der Maus eine derartige Bildung nicht finden, so muss man annehmen, dass die Entwickelung beider Organe in diesem Punkte differiert.

S t a d i u m VI. (A l e x.) Bei der weiteren Entwickelung gestalten sich die Zustände zunächst so, dass das Ganglion in die Tiefe rückt und eine im ganzen etwa viereckige Gestalt

annimmt, dabei dringt die eine Ecke ganz besonders weit in das Blastem der Kapsel und entspricht demnach den in dieser Richtung wachsenden Zapfen eines früheren Stadiums. Auch sonst ist die Oberfläche und die Begrenzung der Seitenteile keine ganz glatte, es finden sich kleine Vorsprünge und Erhebungen, zwischen denen Einsenkungen beobachtet werden können (vgl. auch Fig. 24). Jetzt liegt der grösste Teil des Ganglions innerhalb der Kapsel und füllt einen bedeutenden Teil des Raumes aus, der sich zwischen Submaxillaris und

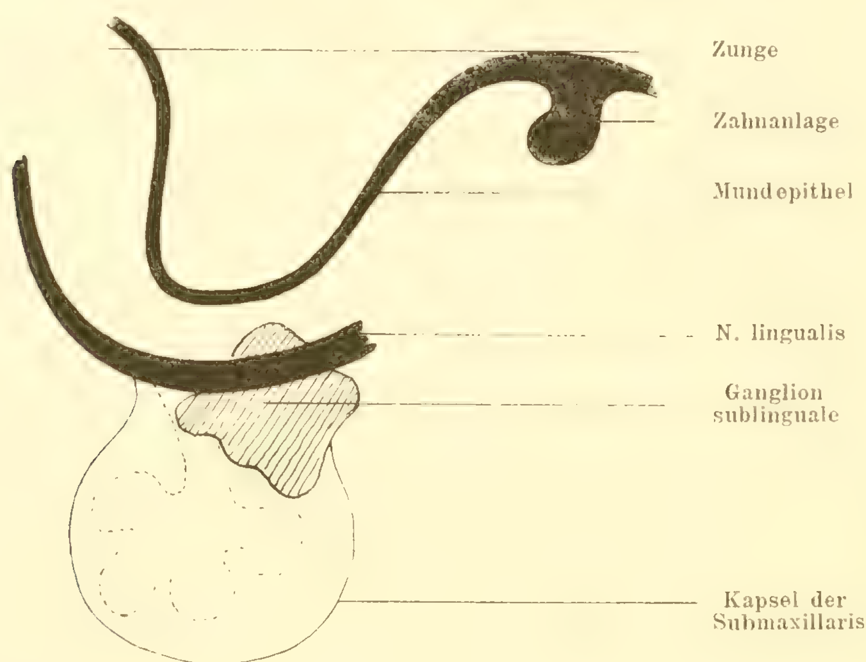



Fig. 24.
Ganglion sublinguale, schematisch St. IV.

Sublingualis findet. Auf einer schematischen Figur, auf der alle Organe, die in der Richtung von vorne nach hinten eine Strecke weit auseinander liegen, nebeneinander projiziert sind, macht es den Eindruck, als ob der ganze Raum zwischen den Drüsen ausgefüllt wäre, was jedoch nicht der Fall ist. Mit dieser Einschränkung ist die Figur 24 zu betrachten, bei der alle Schnitte auf den einen projiziert wurden, der die Ausbildung des Ganglions am deutlichsten zeigte; es ist auch auf

die Lagebestimmung der Organe in dieser Richtung keine Rücksicht genommen worden, so scheint z. B. das Ganglion vor dem Gang der Submaxillaris zu liegen, während es in Wahrheit dahinter, zwischen ihm und der Sublingualis seinen Platz hat. Wie tief das Ganglion in das Gewebe der Kapsel eingedrungen ist, kann aus der Figur ebenfalls erkannt werden.

So zeigt sich denn, dass schon jetzt eine Parallele des Wachstums beider Organe, der Submaxillaris und des Ganglions, gefunden werden kann, indem sich beide in derselben Richtung auszubreiten suchen. Daraus darf man wohl auf eine Korrelation zwischen beiden schliessen, welcher Art sie allerdings ist, ist zunächst noch ganz unbestimmbar. Jetzt ist die Lage erst soweit geklärt, dass man sagen kann, aus dem unterhalb des Nerven gelegenen Teile wird der zur Drüse gehörige Ast; was aber aus dem oberhalb des Nerven gelegenen Teile wird, darüber gibt das vorliegende Präparat noch keinen Aufschluss. Auch dieser Teil hat eine Vergrösserung erfahren und scheint auf dem schematischen Bilde Fig. 24 als eine flache, dem Nerven aufliegende Kalotte. Beide Teile des Ganglions hängen natürlich miteinander zusammen, indem sie vor und hinter dem Nerven ineinander übergehen, jener also durch das Ganglion hindurchzieht. Durch die Vergrösserung und durch das Prinzip in das Blastem der Kapsel hineinzuwachsen, findet eine feste Verknüpfung des Ganglions mit der Kapsel der Drüse statt, und da andererseits wieder der Nerv eng mit dem Ganglion zusammenhängt, so wird dadurch jener fest in seiner Lage gehalten.

Beziehungen zu Organen ausserhalb der Kapsel scheinen nicht zu bestehen, wenigstens kann ein Wachstum nach der Zunge zu noch nicht gefunden werden. Wenn der Epithelbelag des Mundbodens nun freilich jetzt dem Ganglion auch ziemlich nahe kommt, so kann man doch irgendwelche gegenseitigen oder einseitigen Beeinflussungen nicht annehmen.

In bezug auf das feinere Verhalten der einzelnen Zellen ist zu sagen, dass das Ganglion an allen Stellen einen gleichen Bau zeigt, und nicht etwa der oberhalb des Nerven gelegenen, dem unteren gegenüber anders zusammengesetzt ist, daraus kann man dann wohl folgern, dass beide auch physiologisch gleichwertig sein werden. Auch jetzt tritt noch die Gesamtheit des Ganglions durch die dunklere Farbe, die die einzelnen Zellindividuen angenommen haben, deutlicher hervor, und hebt sich so ganz gut gegen das umliegende Bindegewebe ab, aber auch gegen das Epithel, an das der Zug an einigen Stellen anstösst. Hier ist die Grenze wegen der einer bestimmten Regel unterworfenen Anordnung der Epithelzellen natürlich leicht, denn im Ganglion selbst scheinen die Zellen ohne jedes Prinzip einer Anordnung wirr durcheinander zu liegen, darauf deutet einmal die annähernd gleichmässig runde bis ovale Gestalt, dann aber auch die gleiche Dichtigkeit des ganzen Gebildes hin. Mancherorts schiebt sich zwischen das Epithel und den Ganglienzellenzug eine feine Lage von Bindegewebe, und auch an solchen Stellen ist, sobald die Lage aus zwei bis drei Zellen besteht, eine Trennung und Gruppierung zu dem einen resp. dem anderen Gewebe leicht möglich. Auffallend ist, dass die Zahl der Kernteilungsfiguren eine sehr geringe ist, was sich vielleicht durch eine sehr schnell ablaufende Zellteilung erklären lässt, auch an dem in die Tiefe dringenden Zapfen ist die Zahl der karyokinetischen Bilder nicht bedeutender.

Die Ganglienzellen scheinen ganz dicht an den Nerven heranzutreten, was man ja auch verlangen muss, wenn man eine Funktion im Sinne einer gemeinsamen Reizleitung annimmt. Dies wird offenbar noch erhöht, dass man gelegentlich ganz feine Fäserchen eine kleine Strecke weit eindringen sieht, und es unterliegt wohl kaum einem Zweifel, dass es sich hier um Nervenfasern einfachster Art handeln muss. Diese Befunde

stimmen mit denen beim Schweine beobachteten ganz gut überein, denn ausser der runden Zellform fand sich auch dort eine nervöse Verbindung zwischen Ganglion und Nerv.

Ob die Ganglienzellen nun auch noch eine besondere Beziehung zu den Gefässen haben, will nicht ganz sicher erscheinen, denn wenn auch in der Umgebung solche in allen möglichen Richtungen verlaufend gefunden werden, so ist die Zahl in ihrer direkten Nachbarschaft nicht vermehrt und auch das Kaliber nicht grösser, wie an anderen Stellen im Bindegewebe auch. Es scheint demnach keine besondere Blutzufuhr zu diesem Organ vorhanden zu sein, und es muss sein Nahrungsmaterial wohl aus den allgemeinen Gefässen entnehmen, die sich dort finden und zum Bindegewebe gehören.

Ob in diesem Stadium eine Beeinflussung des Epithels durch das Ganglion stattfindet und welcher Art dies ist, ist aus dem Präparat nur zum Teil zu erkennen. Der glatte Verlauf des Hauptganges und die ungestörte Ausbreitung der Endknospen, die nach allen Seiten hin ziemlich gleichmässig erfolgt, macht eine mechanische Beeinflussung sehr unwahrscheinlich, es kommt noch hinzu, dass die Knospen weiter in das Bindegewebe eingedrungen sind, wie der Ganglienzug und somit überhaupt nicht recht in dem Bereich jenes stehen. Anders liegen die Verhältnisse des Ganglions zum Bindegewebe, denn dies wird offenbar von dem wachsenden Zuge zurückgedrängt, ganz so, wie es ja auch dem Epithelzug weichen musste. Ob ausser diesen mechanischen Einflüssen nun auch noch nervöse bestehen, etwa im Sinne eines Reizes vom Zentralorgan her, ist eine Frage, die ich zu beantworten nicht imstande bin. Wenn überhaupt embryonal eine Beeinflussung entsprechender Zellen durch Nerven stattfindet, dann kann das auch dann der Fall sein, wenn ein Ganglion nicht in unmittelbarer Nähe liegt.

Stadium VII. (Hahn.) Die einmal eingeschlagene

Wachstumsrichtung wird auch fernerhin behalten, denn ein Blick auf die Fig. 25, die schematisch die Verhältnisse dieses Stadiums darstellt, lässt erkennen, dass der Hauptteil des Ganglions als langer etwas unregelmässiger Zapfen in die Tiefe eingedrungen ist und dabei eine gewisse Ausbreitungstendenz zeigt. Es folgt der Ganglienzellenzug dem Epithelzuge, und während dieser jetzt aus dem Stadium des einfachen Längenwachstums herausgetreten ist, und die Verzweigung und Knospenbildung im Vordergrund steht, das Längenwachstum des Ganges hingegen mehr nebensächlich geworden ist, ist jener noch vorwiegend im Stadium der Verlängerung. Während nun früher der Ganglienzug dem Epithelhauptgang bedeutend an Länge nachstand, ist jetzt die Differenz kleiner geworden, ja es kommt ihm fast gleich. Man darf bei dem Vergleiche nicht vergessen, dass der orale Teil des Ganges gestreckt nach vorne verläuft, was auf der Fig. 25, die auf den Schnitt projiziert wurde, der die Hauptausbreitung des Ganglions am besten zeigte, naturgemäss nicht zur Darstellung kommen kann. Demnach ist das Längenwachstum beider Organe nur insofern in Parallele zu setzen, als es sich um den Teil des Epithels handelt, der distal von der Kreuzungsstelle mit dem N. lingualis gelegen ist, weil der vordere Teil keinerlei Beziehungen zum Ganglion unterhält. Man kann an diesem jetzt zwei Teile unterscheiden, einen ausserhalb der Kapsel und einen innerhalb dieser. Ersterer verläuft ziemlich gerade als an allen Stellen fast gleicher Strang nach unten und geht bald nach seinem Eintritt in die Kapsel in den zweiten Abschnitt über, der durch eine mehr unregelmässige Form charakterisiert ist und nach allen Richtungen bald grössere bald kleinere Fortsätze aussendet. Dieser lange Zapfen ist wohl aus der nach unten gerichteten Ecke des Vorstadiums entstanden und ebenso ist die unregelmässige Oberfläche als eine Weiterbildung des Vorstadiums anzusehen. Der jetzige Zustand kommt dem

bleibenden schon einigermassen nahe, denn das Ganglion dringt nie in alle Teile des Kapselhohlraumes, wie das die Gefässe tun, sein Hauptteil bleibt immer ziemlich zentral im Hauptseptum gelegen und beherrscht von hier aus die ihm unterstehenden Organe und Gewebe.

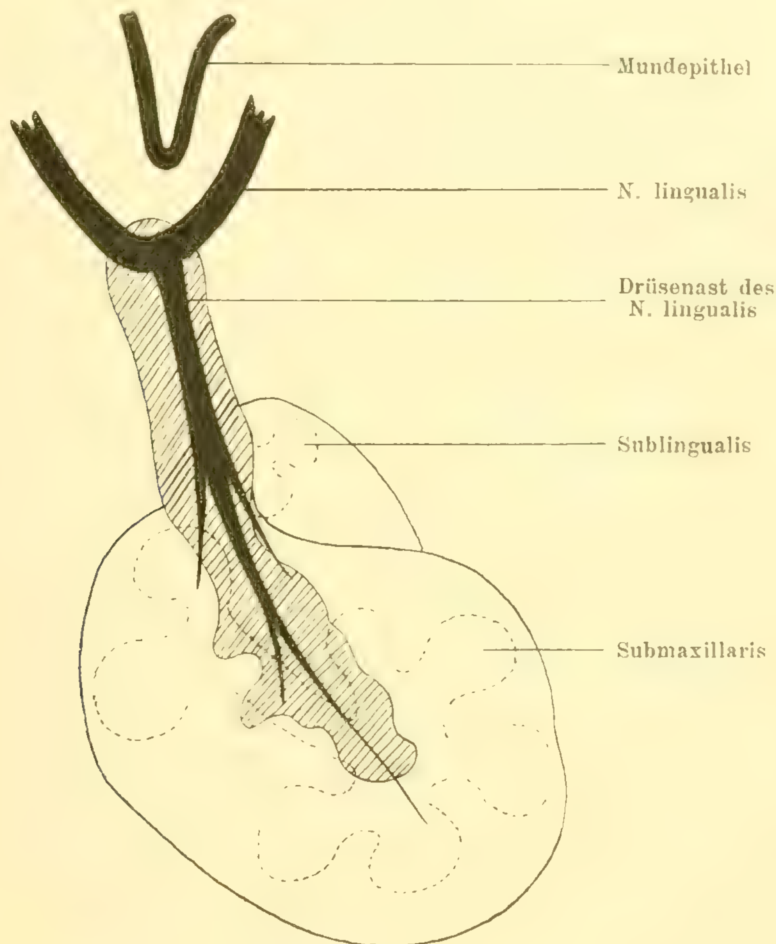



Fig. 25.
Ganglion sublinguale, schematisch St. VII.

Der Teil des Ganglions, der oberhalb des Nerven gelagert ist, hat an Umfang kaum zugenommen und aus dem Umstande, dass er im Wachstum so sehr hinter dem zur Kapsel gehörenden Teil zurückbleibt, kann man wohl erkennen, dass seine Bedeutung jetzt eine geringere sein muss, wie die des unteren Teiles, wenn ihm überhaupt jetzt eine solche zu-

erkannt werden darf. So unbedeutend jener Zapfen auch sein mag, so ist er doch nicht ganz zu vernachlässigen, denn wenn man in bezug auf den Nerven frühere Stadien mit dem vorliegenden vergleicht, dann kann ganz leicht gefunden werden, dass der Nerv auch jetzt noch durch das Ganglion hindurch tritt, und dieses nicht etwa nur an ihm an seiner Unterseite hängt, dass also an einer Stelle sich ein Hohlraum im Ganglion finden muss, der als Kanal für den Nerven dient. Es kommt hinzu, dass der obere Teil des Ganglions sich später ebenfalls weiter ausbildet und Anteil nimmt an dem Entstehen der für die Zunge bestimmter Ganglienhaufen. Schon früher konnte man in der Nähe des Epithels Nervenfasern finden, doch sind sie zu fein und auch zu zahlreich, als dass man sie rekonstruktionsmässig darstellen könnte, das kann immer nur bei den gröberen Ästen geschehen. Aus diesem Grunde kann das Verhalten zwischen Ganglion und Ästen des Nervus lingualis, das in diesen und in folgenden Figuren dargestellt ist, immer nur auf die grösseren Äste bezogen werden. Man sieht, dass entsprechend dem Ganglion stärkere Nervenstränge in die Tiefe dringen, ganz so, wie das auch beim Schweine gefunden wurde, nur dass dort alle Teile wegen des grösseren Abstandes der Kapsel vom Stamm des Nervus lingualis eine bedeutendere Länge zeigten. Eine weitergehende Parallele zwischen der Ausbreitung des Nerven und des Ganglions, wie wir das später finden, ist noch nicht mit Sicherheit festzustellen. Das Auftreten der Vorbuckelungen an dem innerhalb der Kapsel verlaufenden Teile des Ganglions ist als die Vorstufe von Zapfen und Sprossen anzusehen, und dürfte darin seinen Grund haben, dass damit die Einflusssphäre des Ganglions eine grössere wird. Mit der vorwiegend einseitigen Ausbreitung der Drüse nach medial (denn ein bedeutender Teil des lateralen Raumes wird durch die Sublingualis eingenommen) hängt es zusammen, dass die Ausbreitung des

Ganglions ebenfalls in dieser Richtung erfolgt, denn während auf dieser Seite drei einzelne Vorbuckelungen gut erkannt werden können, ist nach lateral nur eben eine ganz kleine Knospe gebildet worden. Es ist wohl ausser allem Zweifel, dass die Entstehung dieser mit der Ausbreitung und Verästelung der Epithelgänge im Zusammenhang zu bringen ist, und man kann vielleicht sagen, dass zu jedem Endkolbenbezirke eine Knospe resp. Sprosse gehören wird.

Diese Lagebeziehungen werden deutlicher, wenn man statt der Rekonstruktionsfigur die eigentlichen Schnittbilder untersucht. Kurz vor der Stelle, wo die hintersten Teile der Sublingualis zuerst in die Erscheinung treten, zieht der Nervus lingualis an der Innenseite des Meckelschen Knorpels ziemlich steil im Bogen von lateral her nach unten zu auf die Drüsengegend und bald findet sich an ihn angelehnt Ganglienmasse; das ist in der Gegend des Ausführungsganges der Sublingualis. Dieser Gang liegt hier gewissermassen in einer Rinne des Ganglions, woraus hervorgeht, dass das Ganglion an seiner medialen und lateralen Wand hochgewachsen sein muss. Solche Rinnenbildung finden wir noch häufig, so sehen wir sie von nun an immer an den Stellen, wo die Ausführgänge der beiden Drüsen auf dem Ganglion verlaufen. Beim Schweine konnte Ähnliches gefunden werden. „Im[1]) allgemeinen liegt die Masse des Ganglions wohl lateral von jenem Epithelstreifen, doch finden sich auch medial einige aus Ganglienzellen bestehende Gebilde. Daher erklärt es sich denn auch, dass man gelegentlich den Epithelgang beiderseits von einer Reihe von Ganglienzellen flankiert findet. Hieraus ergibt sich, dass der ursprünglich einheitliche Komplex von Zellen jetzt eine etwas andere Gestalt zeigen muss, und wenn man auch auf einer Rekonstruktionsfigur noch ein relativ einheitliches

[1]) Cf. Nr. 42 S. 88. Z. 5 v. o.

Gebilde findet, so erklärt es sich wohl so, dass in dem oben genannten Falle der Epithelzug zwischen zwei kleinen Erhabenheiten, die aus Ganglienzellen bestehen, eingebettet ist, und wenn bei einem Schrägschnitt diese beiden getroffen werden, so ergibt sich das oben beschriebene Bild."

Ein Grund dafür war aus den Präparaten nicht herauszulesen, denn der Raummangel ist nicht so bedeutend. Es bleibt unklar, warum das Ganglion derartige Kämme bildet.

Nach vorne zu verbreitet sich die Ganglienmasse, die im wesentlichen vor dem Epithelgange der Sublingualis gelegen ist, und bald kommt man in die Gegend der Epithelteile der Submaxillaris. Sogleich dringt hier der Hauptteil des Ganglions tief in das Bindegewebe der Kapsel ein und durchschneidet so in ziemlich geradem Zuge fast das ganze Gebilde. Dadurch wird die Bedeutung dieses nur noch mehr in den Vordergrund gerückt. Eine Kompression von Bindegewebe ist an keiner Stelle zu finden, und daher scheint das Wachstum dieses Zuges denn doch auf eine etwas andere Weise zustande zu kommen, als wie die Ausbreitung der Epithelteile, sei es nun, dass das Bindegewebe in der Umgebung des Ganglienzellenzuges durch einen von diesem ausgehenden Reiz selbst ein anderes Wachstum zeigt, und nun auf diese Weise einen Hohlraum schafft, in den das Ganglion einfach hineindringt, sei es, dass noch andere Vorgänge sich hier abspielen; das eine scheint mir sicher, dass man aus dem Fehlen der konzentrischen Anordnung von Bindegewebselementen den Schluss ziehen darf, dass eine Kompression dieser nicht stattfindet.

Da wo der Ganglienzellenzug an den Epithelgang anstösst, findet sich eine ganz unbedeutende Menge von Bindegewebe zwischen beiden, die sich an manchen Stellen auf einige wenige Fasern beschränkt, die in der nämlichen Richtung wie die beiden Organe dahinziehen. Den Endknospen scheint der Ganglienzug nicht so nahe zu kommen, denn es konnten zum

mindesten zwei Reihen von Bindegewebselementen gesehen werden, von denen die dem Epithel zugewandten mehr abgeplattet zu sein scheinen. Der distale Teil des Ganzen hat ohne eine besondere Terminalbildung sein Ende, das mitten im Bindegewebe in der Nähe einiger feiner Kapillaren gefunden wird. Auf seinem ganzen Verlaufe, von der Stelle an, wo die Trennung vom Hauptstamm des Nervus lingualis gesehen werden kann, bis zu seinem Ende unweit der unteren Umrandung der Kapsel, sieht man allenthalben feine Nervenfasern in der Umgebung des Ganglions liegen und es erscheint mir sicher, dass diese einerseits mit dem Ganglion selbst, andererseits mit dem Epithel in irgendwelchen Beziehungen stehen, die möglicherweise im Sinne einer, vielleicht erst postembryonal in Funktion tretenden Reizleitung, aufgefasst werden müssen. Es ist ganz allgemein festzustellen, dass die Nerven eine viel weitere Ausbildung zeigen, wie das Ganglion, und dass dies zufolge seiner Dimensionen plumper und starrer erscheint, wie die vielfach im Bogen dahinziehenden Nerven. Zufolge diesem und auf Grund der Beobachtung, dass eine Ausbreitung des Ganglions immer nur in der Richtung stattfindet, wo Nerven verlaufen, niemals aber ohne die Führung dieser einfach ins Bindegewebe hinein gesehen werden kann, ist man wohl zu der Annahme berechtigt, dass die Nerven dem Ganglion den Weg bahnen müssen, dass es an diesen gewissermassen entlang wächst.

Die Trennung des Ganglienhaufens vom umliegenden Bindegewebe ist, wenn der betreffende Haufen einigermassen viel Zellen enthält, ziemlich leicht, und nur dann, wenn er aus ganz wenigen Zellen besteht, kann man zweifelhaft sein, ob es sich in der Tat um Ganglienzellen handelt. Die fortschreitende Differenzierung im Bindegewebe erleichtert im allgemeinen die Untersuchung, denn die Ganglienzellen stehen noch zum Teil auf derselben Stufe der Entwickelung wie

zuvor: die Zellen sind fast alle ziemlich gleichmässig rund, liegen dicht beieinander, ohne sich dadurch aber in ihrer Form zu beeinflussen, denn längliche, die man mitunter sieht, sind viel seltener als man auf Grund der sehr dichten Lagerung annehmen sollte. Die Farbe der Zellen ist wesentlich dunkler, wie die der umliegenden Bindegewebszellen, wenn der Ton auch vielfach nicht ganz so dunkel ist, wie der des Epithelganges.

Stadium VIII. (Karl a.) In der Gegend des hinteren Poles der Drüse tritt der N. lingualis, nachdem er sich eine Strecke zuvor von dem Nervus alveolaris inferior getrennt hat, in die Ebene des unteren Unterkieferrandes ein und erreicht somit die für die Drüsen bestimmte Region; da er von hinten an die Drüse herantritt, kommt er natürlich zuerst in die Gegend der Sublingualis, an deren oberem Rande er vorbei nach medial und vorne dahinzieht. In dieser Schnitthöhe findet man dann die ersten Ganglienhaufen in dem Bindegewebe der Submaxillaris, die also demnach weiter nach hinten reichen müssen, als die Abgangsstelle des zur Drüse bestimmten Astes des Ganglions. Dieser distalste Teil ist im Querschnitt getroffen, denn er erscheint als Zellanhäufung von fast drehrunder Form, und hat somit äusserlich eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Endknospe, jedoch der geringere Durchmesser und die andere Art und Anordnung der das Gebilde zusammensetzenden Elemente schliesst eine falsche Deutung mit Sicherheit aus. Man kann aber aus dem Befunde einen anderen wichtigen Schluss ziehen, dass nämlich dieser Teil des Ganglions senkrecht zur Bildebene verlaufen muss. Das ist nun wiederum insofern interessant, weil der Hauptausführungsgang bei dieser Schnittführung im Längsschnitt getroffen wird. Da nun, wie oben gezeigt werden konnte, die Äste des Hauptganges einen ziemlich grossen Winkel, vielfach direkt einen rechten, mit diesen bilden, so müssen demnach also auch die

Äste erster Ordnung senkrecht oder annähernd so zur Bildebene verlaufen; es muss dann an dieser Stelle ein Parallellaufen von Epithelgang und Ganglienzellenzug bestehen. Das darf nicht vergessen werden, wenn man die schematischen Figuren betrachtet, bei denen demnach zu bedenken ist, dass die als einfache Fortsätze erscheinenden Zapfen nicht unbedingt in der Ebene des Hauptganges liegen müssen, und daher sind sie auch in bezug auf den Hauptteil des Ganglions wegen der Projektion zu kurz gezeichnet.

Der distale Zapfen des Ganglions endet ohne eine besondere Terminalbildung frei im Gewebe, und befindet sich etwa am Ende des Hauptseptums, da wo von diesem sich lockeres Bindegewebe zu der Kapsel hin ausbreitet. Die in der Nachbarschaft gelegenen Endknospen sind alle ziemlich gleich weit von dem Zapfen entfernt, man kann deshalb keine besonderen Beziehungen zu einer dieser epithelialen Terminalbildungen finden, und man ist wohl anzunehmen berechtigt, dass das Einflussgebiet dieses sich auf alle hier befindlichen Epithelteile gleichmässig erstreckt. Hier finden sich in der Umgebung der Ganglienzellen Nervenfasern, was auf den innigen Zusammenhang zwischen Ganglion und Nervus lingualis hindeutet. Bald wendet sich nun der Zapfen nach oben, ändert dabei seine Verlaufsrichtung, indem er in eine andere Ebene übergeht, und kommt nun lateral vom Hauptgang der Submaxillaris zu liegen, an der Stelle, wo diese Drüse an die Sublingualis angrenzt. Dass durch diese Änderung der Verlaufsebene ein Übergang in eine andere Form des Schnittbildes bedingt ist, bedarf wohl kaum der Erwähnung. In dem weiteren nach oben gerichteten schwach gekrümmten Bogen grenzt der Ganglienzug hart an eine Endknospe der Sublingualis und die Berührung ist eine so innige, dass nur gerade eine einzige ganz flach gedrückte Bindegewebszelle dazwischen Platz gefunden hat. Eine sonst irgendwie weiter-

gehende Beeinflussung eines der beiden durch das andere kann nicht gefunden werden, so dass sich eine Suprematie des einen Gewebes über das andere aus diesen nachbarlichen Beziehungen nicht ergibt, das einzige, worauf in dieser Richtung erkannt werden kann, ist die passive Rolle, die das Bindegewebe hier spielt. Inzwischen ist nun auch lateral des Hauptganges der Sublingualis ein Teil des Ganglienzuges in Erscheinung getreten, und aus der Rekonstruktion der nun folgenden Schnitte ergibt sich, dass alles dies und auch die medial des Hauptganges der Submaxillaris gelegenen Stellen nur Teile eines zusammenhängenden Ganzen sind. So wird denn auch aus diesem Umstande wieder klar, dass das Ganglion jetzt bestrebt ist, sich in den verschiedensten Ebenen und Richtungen auszubreiten, und es schafft sich, indem es die ungefähre Wachstumsrichtung der Epithelteile nachahmt und sich zwischen diesen und den Gefässen baumförmig in das Bindegewebe hinein verzweigt, eine immer grössere Einflusssphäre. Das wird auf den nächsten Schnitten noch deutlicher, wo allenthalben medial und lateral der Hauptgänge der beiden Drüsen Teile des Ganglions zutage treten, und man kann sich des Eindruckes nicht erwehren, dass das Ganglion — wie das oben angedeutet wurde — um die Epithelteile herumgewachsen ist, so dass diese nun wie in einer Rinne jenes verlaufen, woraus sich wiederum ganz bestimmte mechanische Gesichtspunkte für die gegenseitigen Lagebeziehungen ergeben. Dass dies noch keine bleibenden sein können, geht aus dem ganzen Zustand hervor, auf dem das vorliegende Stadium steht, es ist dies mechanische Verhalten aber gerade einer der Punkte, die uns noch am leichtesten zugänglich sind und auf die zu achten eine der Aufgaben vorliegender Arbeit ist.

Dieser Teil des Ganglions ist relativ breit, verjüngt sich nach distal hin ziemlich schnell und läuft schliesslich in jenen, anfangs geschilderten Zapfen aus. Dabei kann man dann finden,

dass der mittlere Teil eine geringere Breite zeigt wie der obere, also die Stelle des Ganglions, die in die Kapsel eintritt; es macht den Eindruck, als ob dieser mittlere Teil sogar hinter dem anfangs beschriebenen Zapfen zurückstände. Dieser mittlere Teil ist dem Hauptgang der Submaxillaris auf der lateralen Seite dicht angelagert, und beide sind stellenweise so eng aneinander geschmiegt, dass nicht einmal eine Bindegewebszelle dazwischen Platz gefunden hat. Aus diesen nachbarlichen Beziehungen kann man ohne Mühe ableiten, dass der Ganglienzellenzug nun auch alle die Biegungen mitmachen muss, die sein Nachbar zeigt, also im wesentlichen einen flachen Bogen nach medial und einen solchen nach vorne. An der Stelle, wo der Kulminationspunkt des letzteren gelegen ist, trennt sich wiederum ein Ast von dem Ganglion ab. Ausser diesen beiden Zapfen finden sich nun noch andere, die aber im einzelnen nicht alle beschrieben werden können, da sie gegenüber diesen nichts Neues bieten und zudem an Umfang und Bedeutung hinter jenen zurückstehen. Sobald jene nach oben gerichtete Krümmung beendet ist, befindet sich das Ganglion unmittelbar in der Umgebung des Nervus lingualis, der im Verhältnis zu seinem nach vorne gestreckten Verlaufe sich in bezug auf die Höhe nur unbedeutend gesenkt hat.

Die Verhältnisse werden dadurch ein wenig komplizierter, weil die Drüse sich mit ihren Begleitorganen um den hinteren freien Rand des Musculus mylohyoideus herumbiegen muss, während der Nervus lingualis von vornherein oberhalb dieses Muskels gelegen ist und auch so weiterhin verläuft. Sobald nun Nerv und Ganglion zusammentreffen, kann die Einheitlichkeit des Ganzen leicht erkannt werden, das Ganglion erstreckt sich eine Strecke weit am Nerven entlang, umhüllt ihn, und begleitet ihn ein Stückchen nach vorne und nach hinten. An dem vorderen Punkte macht nun der Nervus lingualis jenen Bogen, vermittels dessen er von unten her in die Zunge ein-

dringt, und er wird festgehalten nicht nur durch das an ihm hängende Ganglion, sondern auch durch die beiden in seiner Konkavität gelegenen Ausführgänge. Dazu kommt dann noch, dass auch das Ganglion durch die mechanische Einlagerung der beiden Ausführgänge in jene zwei Rinnen ganz fest an seinen Platz gebunden ist.

Die Drüse breitet sich natürlich auch noch weiter nach vorne zu aus, als es dieser Stelle entspricht, und auch in dem Teile der Submaxillaris, der unterhalb des Mylohyoideus gelegen ist, kann noch ein nicht unbedeutender Teil des Ganglions gefunden werden, das tut nun wieder aufs neue dar, dass die Ausbreitung möglichst nach allen Richtungen des Raumes stattfindet. Es ist leicht verständlich, dass das Ende dieses Teils des Ganglions im Hauptseptum gelegen ist.

Am Nervenhauptstamm bleiben die eben geschilderten Verhältnisse eine nicht unbedeutende Strecke weit die nämlichen, das Ganglion hat also eine ziemliche Ausdehnung von hinten nach vorne und ist hier nicht nur dem Nerven angelagert, sondern es dringt auch noch mit kleinen Zapfen in den Raum zwischen die beiden Ausführgänge. Dicht oberhalb der Stelle, wo der Nerv in die Substanz der Zunge eindringt, findet das Ganglion sein Ende.

Stadium IX. (Otto.) Der Ganglienzellenzug nimmt auch in diesem Stadium einen recht bedeutenden Teil des Hauptseptums für sich in Anspruch, und man kann wohl sagen, dass seine Lage im wesentlichen die nämliche geblieben ist wie zuvor, die Veränderungen gegenüber einem früheren Stadium scheinen nur darin gefunden zu werden, dass einmal seine Gestalt eine vielseitigere geworden ist, dass der Raum, den es beherrscht, zugenommen hat, und dass sich festere Beziehungen zu den Nervenfasern herausgebildet haben.

Betrachtet man die Gestalt des Ganglions nach einer schematischen Rekonstruktionszeichnung (Fig. 26), so findet

man, dass der zur Drüse gehörige Hauptteil des Ganglions eine etwas andere Gestalt zeigt, wie der zur Zunge verlaufende, indem letztere nämlich im wesentlichen ein fast überall gleich

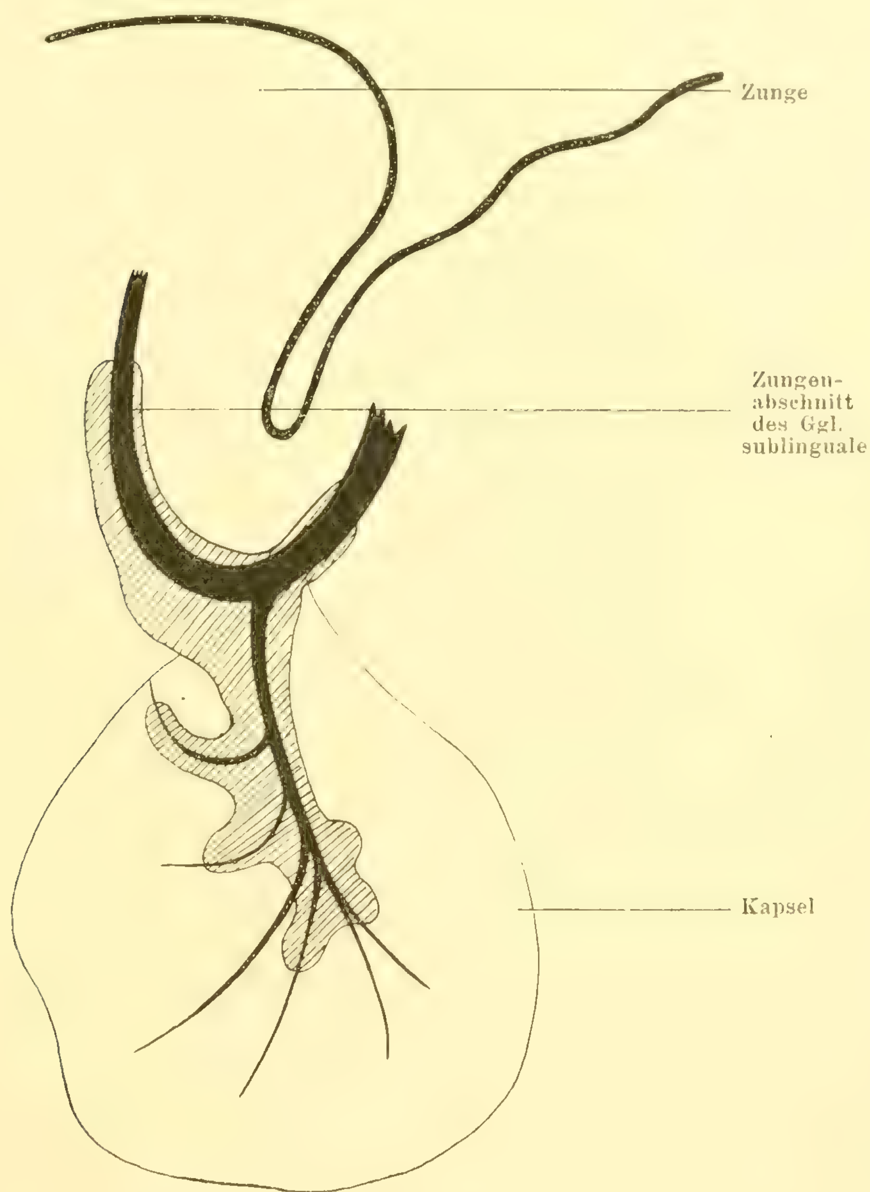



Fig. 26.
Ganglion sublinguale, schematisch St. IX.

breiter Zug ist, während der andere durch Aussendung von Sprossen einen höheren Grad der Differenzierung verrät. Nach der schematischen Figur hat dieser Teil des Ganglion zur Zeit

fünf deutliche Sprossen, die fraglos in Beziehung zu setzen sind zu den einzelnen Bezirken der Drüsen. Damit stimmt auch überein, dass die beiden am Ende des Hauptganges befindlichen Zapfen eine Wachstumsrichtung nach terminal erkennen lassen, während die von dem Mittelteile ausgehenden sich nach den Seiten (lateral resp. medial) ausbreiten, und der zu Anfang abgehende Ast sogar ein rückläufiges Wachstum erkennen lässt. Da nun, wie wir wissen, in der Mitte der Drüse, also im Hauptseptum, demnach ganz in der Nähe des Ganglienzuges der Hauptausführungsgang verläuft, und die Seitenäste von ihm in verschiedenen Richtungen abgehen, ja der zuerst von ihm sich trennende sogar ein retrogrades Wachstum zeigt, so ist das ganz gut mit dem vorliegenden Befund in Einklang zu bringen. Es besteht auch insofern eine Übereinstimmung, als sowohl Hauptausführungsgang, wie auch Hauptganglienzellenzug vornehmlich eine Ausbreitung nach medial und nur in viel geringerem Masse nach lateral zeigen. Diese vorwiegend einseitige Ausbildung ist zurückzuführen auf mechanische Verhältnisse, bedingt durch das Wachstum der Sublingualis. Man findet also hier letzten Endes eine Beeinflussung des Ganglienzellenzuges durch die Epithelien, wenn freilich auch die einer fremden Drüse, und auch nicht unmittelbar durch direkte nachbarliche Beziehungen. Eine mechanische Einwirkung ist hier nur auf indirekte Weise möglich, auf dem Wege durch die Beeinflussung der Epithelien der Submaxillaris, denn indem nämlich die Sublingualis durch ihr Wachstum der Submaxillaris den Weg versperrt, beeinflusst sie diese Drüse, und da nun das Ganglion sich im Bereiche der Submaxillaris ausbreitet, so findet eine indirekte Beeinflussung des Ganglions durch die Sublingualis statt.

Der vordere Teil des Ganglions setzt sich an den Nerven angelehnt nach vorne zu fort und tritt als einheitlicher Zug von unten her in die Substanz der Zunge ein, so kann denn

auch noch für dieses Stadium die Einheit des Zungenganglions und die des Ganglions der Submaxillaris erkannt werden.

Da, wo das Ganglion sich vom Hauptstamm des Nerven ablöst, um in die Drüse einzudringen, spaltet sich auch vom Nervus lingualis ein bedeutender Ast ab, der in derselben Richtung wie jener dahinzieht, und auch im Hauptseptum verlaufend zu den einzelnen Läppchen Zweige abgibt. Ihre Anzahl stimmt mit der Anzahl der Sprossen des Ganglions überein; so ist denn auch wieder in dieser Beziehung die Einheit des Ganzen gewahrt, indem die einzelnen entsprechenden Abschnitte in gleicher Weise Epithelzüge, Bindegewebe, Ganglien und Nerven erhalten.

Infolge der allgemeinen Zunahme der Dimensionen des Ganglions kommt es nun, dass auch der Teil eine Volumenvermehrung zeigt, der an der Trennungsstelle des Drüsenastes von dem Hauptaste gefunden wird, somit erklärt es sich denn auch, dass der oberste Teil der Hauptausführgänge der Submaxillaris und Sublingualis im Frontalschnitt ziemlich stark von Ganglienzügen flankiert wird, oder plastisch gedacht, ziemlich tief in die Ganglienmasse eingebettet ist. Hier findet man wohl allenthalben eine, wenn auch nur ganz dünne Schicht von Bindegewebe zwischen dem Epithelzuge und den Ganglienzellen, und vielfach sind auch diese Bindegewebszellen noch platt gedrückt, also der Ausdruck dessen, dass hier eine gewisse Beschränkung des Raumes herrscht. Am mittleren Teile des Ganglions hingegen findet sich eine Stelle, wo eine solche Zwischenschicht nicht vorhanden zu sein scheint, wo demnach Ganglienzellen und Epithelzellen direkt aneinander grenzen.

Die so sehr starke Einbettung der Ausführgänge erklärt sich aus folgendem Umstande ganz leicht: der Nerv zieht von hinten und lateral nach vorne und medial, und von der Stelle an, wo er in das Gebiet der Drüse eindringt bis zu dem

Punkte, wo er nach oben umbiegt, das Gebiet der Zunge betritt, begleitet ihn das Ganglion; die Ausführgänge laufen von hinten nach vorn, aber auch ein wenig medial geneigt, so schneiden sich denn beide, und da dies infolge der für jedes Organ charakteristischen Verlaufsrichtung nur unter einem ganz kleinen Winkel geschehen kann, so ist die Berührungsstelle der Organe eine ziemlich grosse und daraus erklärt sich die lange Strecke der Einbettung und die damit in Zusammenhang stehende Tiefe. Auch auf dieser Strecke des Verlaufes scheint irgend eine direkte nachbarschaftliche Beziehung zwischen dem Ganglion und dem Hauptgang zu bestehen, indem nicht immer eine trennende Bindegewebsschicht dazwischen vorhanden ist, so dass, wenn hier eine Beeinflussung statthat, das eine rein mechanische sein kann. Dass auch andererseits enge funktionelle Beziehungen zwischen den Epithelzellen und dem nervösen Gewebe bestehen, dürfte feststehen, und dies ist u. a. auch von Pflüger konstatiert worden; um solche Beziehungen handelt es sich hier aber nicht.

Was nun die Zelle als Einzelindividuum betrifft, so sind diese, was für mechanische Verhältnisse auch immer in der Umgebung herrschen mögen, stets von ein und demselben Typus, man kann ausser ganz runden, bläschenförmigen auch längliche und ovale Zellen sehen, doch überwiegen die runden so bedeutend, dass sie das Bild bestimmen. Die Zellform ist so charakteristisch, dass eine Trennung von den Zellen der Umgebung in allen Fällen leicht ist, denn dem Epithel gegenüber kann eine Scheidung auf Grund der eigentümlichen Anordnung dieses Gewebes leicht durchgeführt werden, und den Bindegewebszellen gegenüber ist die flache Form letzterer meist ganz leicht als Kriterium zu benutzen. Vielfach findet man dem Ganglienzug angelagert, besonders da, wo der Raum ein wenig eng ist, eine Reihe von Bindegewebszellen, die eine langgestreckte Form zeigen, und die Breitseite dem Gang zu-

gewandt haben. An den Stellen, wo eine Raumbeschränkung besteht, kann die Erklärung einer mechanischen Ursache kaum auf eine Schwierigkeit stossen, und es findet diese Ansicht noch darin eine Stütze, dass an den Stellen, wo das Bindegewebe ganz lose liegt, und eine Raumbeschränkung an ihm nicht gefunden werden kann, die Zellen der näheren Umgebung des Zuges auch nicht flach, sondern mehr rund oder oval erscheinen. An einer Stelle nun kommt der Zug in unmittelbare Nähe eines epithelialen Terminalkolbens, dort nämlich, wo er nach oben und medial umbiegt. Hier ist der Raum so eng, dass ein bindegewebiges Element nicht mehr Platz finden kann und das einzige, was man zur Bestimmung benutzen kann, wenn man sich auf die Zellform allein nicht verlassen will, ist das Vorhandensein einer Membrana propria der Epithelien.

S t a d i u m X. (W i l h e l m.) Das weitere Wachstum bringt zunächst ausser der Differenzierung des in der Kurvatur des Nerven gelegenen Abschnittes eine weitere, wenn auch vielleicht, wie es scheint, ungleiche Entwickelung des Drüsenastes. Der untere Teil (cf. Fig. 27) des Ganglions (Drüsenteil) ist breiter als der, der die Verbindung mit dem oberen Teil (dem an der Kurvatur gelegenen und dem Zungenteil) d a r s t e l l t. Daraus kann man vielleicht folgern, dass ersterem Abschnitte eine höhere Bedeutung beizumessen ist, wie sich das ja eigentlich ohne weiteres aus den Beziehungen der einzelnen Sprossen zu den Läppchen resp. zu den darin befindlichen Epithelteilen ergeben muss, denn wenn die Läppchen an Inhalt und Umfang zunehmen, weil das darin enthaltene spezifische sezernierende Gewebe eine Vermehrung erfahren hat, dann muss natürlich der dazu gehörige Teil des Ganglions grösser werden, während der, der nur den Reiz fortzuleiten hat, nicht unbedingt denselben Gesetzen unterworfen zu sein braucht, das ist eben wieder dadurch bedingt, dass

das Ganglion eine Art Zentrum für die Drüse darstellt. Auch jetzt kann wieder erkannt werden, dass die Ausbreitung nach lateral eine viel beschränktere ist, wie die nach medial, und

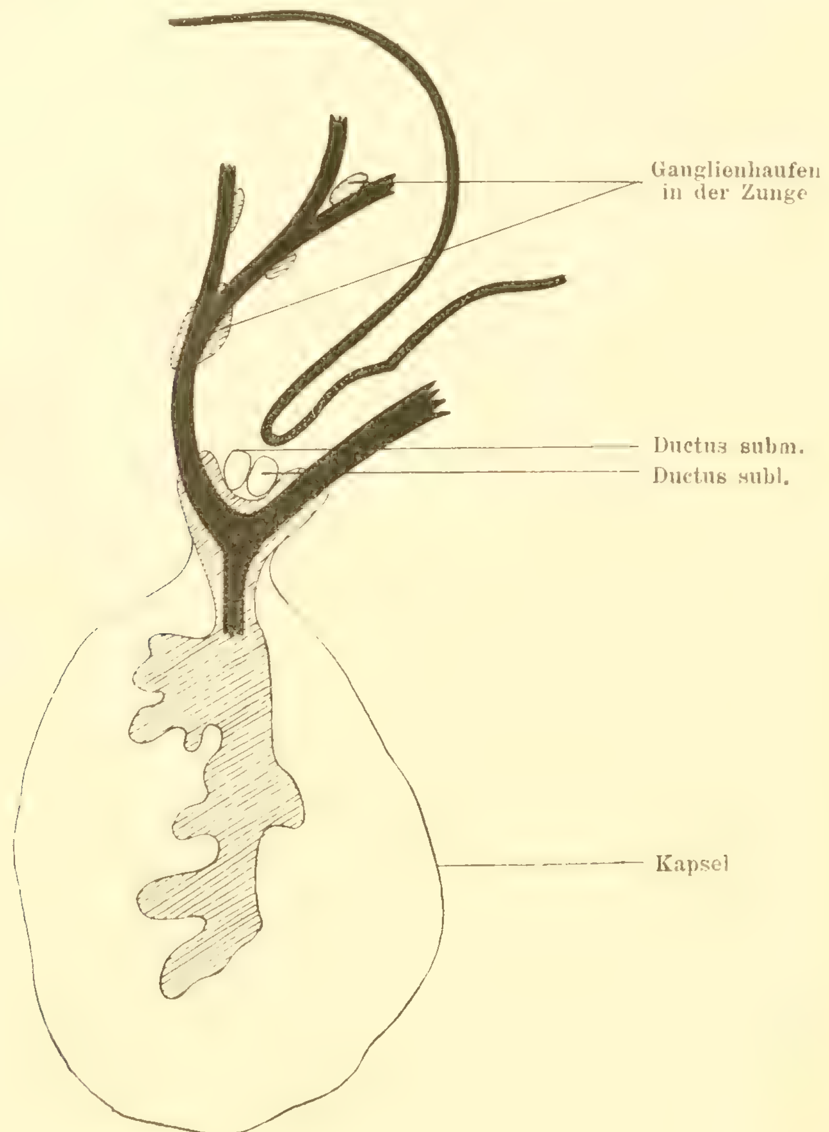



Fig. 27.
Ganglion sublinguale, schematisch St. X verkleinert.

es kann darin unschwer der Einfluss der Glandula sublingualis gesehen werden. Die Lage des Ganglions ist nach wie vor eine zentrale, und sie muss es auf Grund der bisherigen Entwickelung bleiben, denn das Hauptseptum macht nun keine bedeutenden Veränderungen mehr durch, es behält relativ zu

den anderen Teilen der Drüse immer dieselbe Lage bei und mit ihm denn auch das Ganglion. Anders liegt es natürlich mit den Zweigen und Sprossen jenes, denn da sie in den Septen höherer Ordnung dahinziehen, so müssen sie mit ihnen mehr in periphere Teile der Drüse kommen.

Der der Zunge gehörende Teil des Ganglions hat sich jetzt von dem allgemeinen Stamm gelöst und beginnt nun in einzelne Bezirke zu zerfallen, wie wir solche als Ganglienzellenknoten in der Substanz der Zunge zu finden gewohnt sind; nur durch die Vermittlung der Nerven, denen auch diese Ganglienhaufen anliegen, wird noch ein Konnex mit dem zur Drüse gehörigen Teile aufrecht erhalten. Ähnlich liegen die Verhältnisse beim Schweine, bei dem allerdings wegen der weiten räumlichen Trennung der Zusammenhang nicht immer mit absoluter Sicherheit hat festgestellt werden können. „Zu[1]) dieser Zeit reicht das Ganglion schon weit an dem N. lingualis nach vorne und entschwindet daher schon immer mehr aus dem Bereiche der Kapsel der Submaxillardrüse. Nur der eine hauptsächlichste Spross ist wohl definitiv für die Kapsel bestimmt, während der übrige Teil des Ganglions zu den Gebilden wird, die man als Ganglion sublinguale kennt und zu denen auch jene kleinen Ganglien zu rechnen sind, die man im weiteren Verlauf des Lingualis findet. Darauf deutet die Gestalt des ganzen Bildes hin, und besonders die einzelnen kleinen an der Oberfläche sich entwickelnden Unebenheiten, die gerade da ihren Sitz haben, wo sich vom Stamm des Lingualis einzelne Äste abzweigen. Der ganz peripherisch gelegene Teil des Ganglions sowie ganz feine Ausläufer scheinen später gleichfalls bis zu einem gewissen Grade selbständig zu werden, denn aus ihnen entstehen jene einzelnen Haufen von Ganglienzellen, die sich in der Tiefe der Zunge finden,

1) Cf. Nr. 42. S. 89. Z. 12 v. o.

und zwar im Verlaufe des N. lingualis und seiner Äste. Ob alle diese kleinen Ganglien einen gemeinsamen Ursprung aus jenem grossen primitiven Ganglion nehmen, ob sie ferner miteinander in Verbindung stehen, kann nicht mit absoluter Bestimmtheit gesagt werden. Sie liegen teilweise dem N. lingualis ganz dicht an, so dass es scheint, als ob sie hier mit dem Nerven in leitender Verbindung stehen, teilweise aber schiebt sie sich zwischen beide Bindegewebe. Nichtsdestoweniger glaube ich, dass alle diese kleinen Ganglienzellenhaufen einen gemeinsamen Ursprung besitzen, und dass sie alle mehr oder weniger in leitender Verbindung mit dem Stamme des Lingualis stehen."

Der Nervus lingualis hat, bevor er zur Drüse kommt, ausser den ihm eigenen Fasern sensibler Art auch noch die der Chorda tympani aufgenommen, wodurch er solche erhält, die in einer bestimmten Beziehung zur Sekretion stehen; das ist durch eine Reihe bedeutender Autoren einwandfrei festgestellt worden. Es liegt natürlich nahe, nun hier irgendwelche Beziehungen der einzelnen Faserarten zu dem Ganglion suchen zu wollen, aber aus den Betrachtungen der Gestalt des Ganglions und aus seiner ganzen bisherigen Entwickelung lassen sich Anhaltspunkte, weder in der einen, noch in der anderen Richtung finden, möglich ist, dass das Ganglion beiden Zwecken dient, denn wenn es nur Beziehungen zu den sekretorischen Fasern unterhält, dann wäre der Befund mitten in der Muskulatur der Zunge eigentlich kaum zu erklären, während gegen eine rein sensible Auffassung die bedeutende Ausdehnung in der Drüse spricht. Man muss das wohl in Betracht ziehen, denn wenn auch die einzelnen Teile des Ganglions jetzt nicht mehr unmittelbar in Zusammenhang stehen, teilweise sogar räumlich ziemlich weit voneinander getrennt sind, so muss man immer im Auge behalten, dass sie nur Teile eines Ganzen bilden. Hingegen ist für eine Annahme, dass das Ganglion

von vorneherein nicht ganz gleichartig gebaut sei, dass also der Teil, aus dem der zur Zunge ziehende Abschnitt wird, anderer Art sei, wie der für die Drüse bestimmte Teil aus der Betrachtung des Präparates keine Anhaltspunkte zu finden. Wie die Beziehungen des Ganglions innerhalb der Drüse zu den verschiedenen Faserarten des Nervus lingualis sind, ist für uns nicht von allzu grosser Bedeutung, denn dass einerseits eine Verbindung besteht, ist festgestellt, und dass andererseits die Nervenfasern weiter an die einzelnen Epithelzellen heranreichen, als das Ganglion, ist oben gezeigt worden. So kann denn auch diese Frage nicht zur Klärung der Bedeutung des Ganglions führen.

Wenn man von distal her die Serie durchmustert, dann findet man an der Stelle, wo das Ganglion von hinten her an den Ausführungsgang der Submaxillaris herantritt, einen schmalen Zug von Ganglienzellen, der eingekeilt ist zwischen dem eben genannten Gang und dem Musc. mylohyoideus, nahe der Stelle, wo dieser an dem Unterkiefer seinen Ansatz hat. Zwischen Gang und Ganglienzellenzug findet keine unmittelbare Berührung statt, sondern man kann, wenn auch nur mühsam, geringe Mengen von Bindegewebe zwischen beiden nachweisen, die an manchen Stellen nur in einer flach gedrückten Zelle, an anderen hingegen aus mehreren und den dazu gehörenden Fasern besteht. Speziell aus dem Zellenbefund kann man wohl auf einen erhöhten lokalen Druck schliessen.

Die Grenze gegen den Nerven kann hier ganz scharf gezogen werden, doch ist es bei dem engen Aneinanderliegen beider Organe nicht möglich, zu erkennen, ob feinste Nervenfasern von dem einen zu dem anderen Gebilde hinziehen, denn dies ist nur dann mit Sicherheit festzustellen, wenn beide ein wenig voneinander getrennt sind, und man im Zwischenraum die verbindenden Fasern sehen kann. Bald tritt nun auch eine Querschnittsfigur des Ganges in das Ge-

sichtsfeld, und obwohl hier Ganglion und Gang einander noch sehr nahe liegen, so findet man auch jetzt noch immer geringe Bindegewebsreste dazwischen. Das Ganglion hat hier einen Querschnitt, der etwa so breit ist, wie die Wand des Ganges der Submaxillaris; die einzelnen Elemente, die ziemlich dicht beieinander liegen, lassen alle eine schöne gleichmässige Form erkennen, und dies, sowie die gleiche Färbbarkeit und die allenthalben gleiche Anordnung tut dar, dass die in der Mitte des Querschnitts gelegenen Zellen den am Rande befindlichen gleich sind. Auf die feinere Anatomie dieser embryonalen Ganglienzellen, die ausser dem Kern noch manches andere erkennen lassen, wie z. B. kleine Körnchen usw., braucht hier wohl kaum näher eingegangen zu werden, zumal ja auch die einseitige Hämatoxylin-Eosin-Färbung längst nicht alle Feinheiten zu erkennen erlaubt. Die Zellen des umliegenden Bindegewebes sind platt, und eine Verwechselung mit ihnen kaum möglich.

An dieser Stelle nun tritt das Ganglion hinter den Gang und nimmt, sobald das getan ist, sogleich eine Ausbreitung nach medial an, wodurch auch der Gang der Submaxillaris wieder in das Ganglion eingelassen erscheint. Die Beziehungen sind den oben geschilderten ganz ähnlich. Noch ein wenig mehr nach vorne, und man kann aus den Bildern ganz deutlich erkennen, wie das Ganglion entsprechend dem Verlauf der Drüse nach oral in derselben Richtung dahinzieht. Das wird dadurch noch deutlicher, dass der Musculus mylohyoideus nun als eine deutliche Muskelplatte in Erscheinung tritt, und der obere Teil des Ganglions, der mit dem Nerven und dem Ausführungsgange verläuft, getrennt wird von dem unteren Teile, der in der eigentlichen Drüse gelegen ist. Bald findet nun dieser Abschnitt sein Ende, und ungefähr an der Stelle, wo das der Fall ist, tritt der obere Teil des Ganglions, nach cranial umbiegend, in die eigentliche Zungenmuskulatur ein.

Hier findet man eine ziemliche Strecke weit, ihm direkt angelagert, auf seiner Aussenseite den Nerven resp. einen seiner Äste, und hier will es allerdings scheinen, als ob eine feine nervöse Verbindung bestünde, ganz sicher kann das aber auch nicht erkannt werden. An den Stellen, an denen nun nicht gleichzeitig Nerv und Ganglion gesehen werden können, erscheint es, als ob die Ganglienhaufen unabhängig mitten in der Zunge gelegen wären. In der ganzen unteren Hälfte der Zunge, bis ungefähr zwei Drittel hinaufreichend, finden sich solche Ganglienhaufen, und erst da scheint ihr Bereich ein Ende zu nehmen, wo die transversal verlaufenden Muskelfasern das Querschnittsbild der Zunge zu bestimmen beginnen. Im vordersten Teile des Verlaufes der Ausführgänge, oral von der eben geschilderten Stelle, können weder grössere Nervenstämme, noch Ganglienzellenhaufen beobachtet werden.

Stadium XI. (F. W.) In der weiteren Entwickelung scheint sich nun bald eine Ungleichheit der Drüse in bezug auf die einzelnen Abschnitte des Ganglions herauszubilden, denn man findet in dem ganzen dorsalen Teil keine Ganglienhaufen, und erst, wenn man bei der Betrachtung von Serienschnitten ziemlich bis an die Stelle vorgedrungen ist, wo der Ausführungsgang den Drüsenkörper verlässt, sieht man die hintersten Teile des gesamten Zuges. Hier bemerkt man, wie neben dem Ductus submaxillaris, medial von ihm gelegen, der Ganglienzug verläuft, der dieselben Biegungen und Windungen wie der Epithelgang zeigt. An der Stelle, wo die beiden Ausführgänge der Drüsen und das Ganglion um den hinteren freien Rand des Musculus mylohyoideus herumbiegen, hat das Ganglion eine ziemliche Ausdehnung von medial nach lateral, und da es sich zwischen die Epithelgänge einschiebt, und dieselben auch von der Seite umgibt, so findet man von medial nach lateral folgende Lagerung: erst einen Ganglienhaufen, dann Epithelgewebe (Submaxillaris), dann wieder einen Gan-

glienhaufen, dann das Schnittbild des Ductus sublingualis und zuletzt wieder einen Ganglienhaufen.

Von hier aus beschreibt nun zunächst der mediale Ganglienzellenzug einen nach der Mitte zu offenen Bogen, ein wenig zuvor findet man den Ductus submaxillaris. Da nun das Präparat von dorsal her durchmustert wurde, so folgt daraus, dass der Ausführungsgang mehr nach hinten gelegen sein muss, wenngleich diese Niveaudifferenz freilich auch nur ganz wenig Schichtdicken betrifft. An dem nach medial offenen Bogen, der etwa an der Stelle sein Ende findet, wo der Zug in die Substanz der Drüse eindringt, beginnt ein gerade entgegengesetzter Bogen, der also nach lateral zu gewölbt ist. Da beide Bögen wenigstens zunächst ziemlich gleich sind, und zudem sanft und ohne schärfere Biegung ineinander übergehen, so ist die Figur, die der Zug beschreibt, etwa die eines liegenden S. Auf seinem weiteren Verlauf nach der Mitte des Hauptseptums kommt der Gang an manchen Stellen an Epithelhaufen ganz nahe heran, doch konnte eine Beeinflussung des Zuges durch die Epithelien nirgends nachgewiesen werden. Sobald die Mitte des Hauptseptums erreicht ist, findet der Zug ziemlich schnell sein Ende.

Mittlerweile ist der Zug nach unten und hinten verlängert worden, so dass also diese Stelle ein wenig hinter der Höhe des Umbiegens um den Musculus mylohyoideus gelegen ist. Hier findet man die Teilung des Hauptausführganges resp. hier fliessen die Hauptäste zusammen, und da diese das Sekret aus verschiedenen Teilen der Drüse hierher bringen, so müssen sie aus allen möglichen Richtungen nach dieser Stelle streben. Da nun andererseits die Hauptäste des Ausführungsganges in den Septen, wenn auch höherer Ordnung, gelegen sein müssen, so können wir diesen Punkt, wo das alles sich vereint, als einen bedeutenden Knotenpunkt ansehen, der noch dadurch gewinnt, dass hier der Hauptganglienzellenzug sein Ende findet

und sich in seine Äste spaltet (cf. Fig. 12), und zwar vermutlich in soviel, wie Septen vorhanden sind. Zur Zeit kann man drei Septen von dieser Stelle ausgehend finden, von denen das nach lateral gerichtete ohne Frage das bedeutendste ist, das findet auch noch darin eine Stütze, dass ein Teil des Ganglienzellenzuges eine Strecke weit darin verläuft. Dass aber auch in bezug auf die anderen Septen fast das gleiche gilt, ergibt sich daraus, dass an der Stelle, wo der stärkere dieser beiden abgeht, sich bereits eine Knospe des Ganglienzuges findet, die nach ihrer Lage und Richtung das dereinstige Eindringen in dies Septum dartut.

Das scheint mit dem Befunde früherer Stadien nicht ganz in Einklang zu stehen, denn dort fanden sich einzelne Zacken und Vorsprünge, die offenbar in Beziehung zu den einzelnen Abschnitten der Drüse gesetzt werden konnten, und wenn wir nun im vorliegenden Stadium an Stelle dieser nur einen Seitenast und einen weiteren in der Bildung begriffenen finden, dann kann das wohl aus der Veränderung des Bindegewebes erklärt werden, denn aus dem Umstande, dass die Septen deutlicher hervortreten, wie zuvor, ergibt sich auch eine präzisere Einteilung der Läppchen und damit eine genauere und deutlichere Gliederung des Ganglions, indem an Stellen der ungenauen Zapfen früherer Stadien wirkliche Äste treten, ein Prozess, den wir jetzt gerade im Anfang vor uns sehen. Es muss auch noch bedacht werden, dass der Ganglienzellenzug nicht etwa die Gestalt einer gebogenen Säule habe, sondern dass er als organisches Gewebe natürlich mit Unebenheiten usw. versehen sein muss, wie das ja auch in der Natur der ganzen Sache gelegen ist.

Was nun die Stärke des Ganglienzuges angeht, so ist zu sagen, dass der Teil, der in die Drüse eintritt, wohl schmäler ist wie der, der gerade an der Umbiegungsstelle gelegen ist, und dass andererseits wieder dieser Hauptteil den Seitenast

bedeutend an Umfang übertrifft, so dass ersterer im Längsschnitt annähernd doppelt so stark ist, wie letzterer. Der oberhalb des Musculus mylohyoideus gelegene Teil des Ganglions zieht mit den Ausführwegen nach vorne, ganz in derselben Art, wie das auch früher schon geschildert worden ist. Die oben beschriebene Zwischenlagerung bleibt bestehen, und man kann an dem Querschnittsbild erkennen, dass der zwischen den Gängen gelegene Teil des Ganglions der unbedeutendste ist, und dem medialen gegenüber nur offenbar eine geringe Rolle spielt, der ganz laterale Teil ist auch kleiner wie der mediale, aber immerhin noch grösser wie der in der Mitte gelegene. Hier an dieser Stelle hängen die drei Teile nicht zusammen, und es macht den Eindruck, als ob sich von dem Hauptteil des Ganglions an der Umbiegungsstelle um den Musculus mylohyoideus die voneinander unabhängigen und untereinander bis zu einem gewissen Grade gleichwertigen Fortsätze nach vorne erstrecken, gleich wie die Figur einer Hand. Diese Fortsätze sind aus den kammartigen Erhebungen früherer Stadien entstanden, indem diese als Sprossen weitergewachsen sind, der Mutterboden aber, aus dem sie hervorgingen, sich an dieser Volumenvermehrung nicht beteiligt hat. Oralwärts findet der mittelste Zapfen ziemlich bald ein Ende, etwas später der laterale, und dies an der Stelle, wo der Nervus lingualis unter den Gang tritt. Ein klein wenig jenseits der Kreuzung, da, wo der Nervus lingualis nach oben umbiegt, um in die Zunge einzutreten, findet auch der mediale Zapfen sein Ende, noch bevor er die Zungenmuskulatur selbst erreicht hat. Wenn man nun den Nerven noch eine Strecke weiter verfolgt, dann findet man bald an ihn angelagert einzelne Ganglienhaufen der Zunge, damit ist dann der Nerv aus dem Bereich der Submaxillaris ausgetreten, und strebt nun seinem zweiten Ganglienbezirk, dem der Zunge, zu.

Stadium XII. (Gustel.) Die oben geschilderten Lage-

beziehungen scheinen schon die definitiven zu sein, oder doch zum mindesten diesen sehr nahe zu kommen, denn auch in diesem Stadium findet sich die nämliche Anordnung, zum wenigsten am hinteren Ende des Ganglions, und zwar ganz genau in derselben Art, wie das im vorigen Stadium gezeigt werden konnte. Da nun das Ganglion sich sowohl unterhalb wie auch oberhalb des Musculus mylohyoideus nach oral erstreckt, so kann die Gestaltgleichheit zwischen Drüse und Ganglienzellenzug noch weiter geführt werden, indem man sagen kann, beide beschreiben einen Bogen, dessen Kulminationspunkt am hinteren Rande des Mylohyoideus gelegen ist. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung wird sich dann zeigen, dass aus dem Bogen mehr ein Winkel wird, mit allerdings abgerundetem Scheitel, was eben dadurch zustande kommt, dass der zu- und abführende Schenkel des Ganges und der entsprechende des Ganglions gradliniger verläuft. Bis zu einem gewissen Grade gilt ein Ähnliches auch von den Gefässen, von denen man wenigstens eines zwischen dem Ductus sublingualis und den diesem benachbarten Teilen des Ganglions findet; freilich liegen die Verhältnisse hier ein wenig anders, weil der ganze Verlauf der Gefässe ein anderer ist, worauf hier nicht näher eingegangen werden kann.

An dieser Stelle scheint das Ganglion jetzt auch seine grössten Dimensionen zu haben, denn wenn man es nach terminal weiter verfolgt, dann nimmt sein Umfang sehr schnell ab, um schliesslich nur noch als schmaler Streifen dem Gang der Submaxillardrüse anzuliegen. An diesen ist es stellenweise ganz dicht angelagert, während an anderen Punkten wieder Bindegewebe oder auch Gefässe dazwischen eingeschaltet sind. Das gilt nur für den Teil des Ganglions, der zur Seite des Ganges gefunden wird, während der Hauptteil v o r ihm gelegen ist; dieser ist wohl auch ein wenig schmäler, als an der oben bezeichneten Stelle, weist im allgemeinen aber keine so bedeutende Differenz auf.

Nun begleitet der Zug den Epithelgang noch eine Strecke weit, wiederum bis zur Mitte der gesamten Drüse. Hier zeigt er sich im Querschnitt, und man kann erkennen, dass er aus einer bestimmten Anzahl untereinander ziemlich gleicher Zellen besteht. Die Zellen liegen wohl dicht, doch ist eine Pressung offenbar nicht vorhanden, denn die Gestalt der einzelnen Zellen kann im allgemeinen als rund angegeben werden; eine engere Fügung des Gebildes nach dem Rande zu findet nicht statt. Dennoch ist eine ganz gute Abgrenzung nach der Umgebung zu möglich, weil die an das Ganglion sich anschliessenden Bindegewebszellen eine glatte Form haben, deren Längsachse wie eine Tangente zu dem Ganglionquerschnitt verläuft. Eine besondere begrenzende Membran ist nicht vorhanden. Von hier aus zieht nun das Ganglion ziemlich gradlinig nach oral weiter, indem es nicht überall die gleiche Breite aufweist, und bald ein etwas breiteres, bald ein etwas kleineres Querschnittsbild erkennen lässt. An einer Stelle dringt ein kleines Gefäss ein Stück weit in das Ganglion hinein, offenbar nur der Ausdruck dessen, dass die Ernährung dieses Organes nicht mehr einfach auf dem Wege der Diffusion aus den kleinen umliegenden Kapillaren erfolgt, dass also der Stoffwechsel an dieser Stelle so bedeutend geworden ist, dass sich ein besonderer Gefässzweig gebildet hat.

Da, wo die Mehrzahl der Septen zusammentrifft, findet sich das untere vordere Ende des Ganglienzellenzuges, wenigstens seines Hauptteiles, denn es dringen von hier aus nun entsprechend den einzelnen Septen auch einzelne feine Ganglienzellenzüge weiter vor, die jetzt, wenn auch immer noch relativ klein, so doch deutlich als schmale Streifen erkannt werden können und sich zu den einzelnen Läppchen der Drüse begeben. Ganz anders verhält sich der über dem Musculus mylohyoideus gelegene Teil des Ganglions, denn während der zuvor beschriebene Teil doch wenigstens immer noch ein ein-

heitliches Ganzes darstellt, kann das von dem oberhalb des Muskels gelegenen Abschnitte nicht behauptet werden. Zunächst zieht von der Stelle aus, die als Ausgangspunkt für die Durchmusterung gewählt wurde, und die oben näher bestimmt ist, ein auffallend feiner Strang von Ganglienzellen zum Nervus lingualis, der jetzt ungefähr an der Mitte der Unterkieferanlage verläuft, also etwa an der Stelle, wo der Musculus mylohyoideus ansetzt; auf diese Weise wird der Konnex mit dem Zentrum aufrecht erhalten. Wenn nun gezeigt werden kann, dass der innerhalb der Drüse gelegene Teil des Ganglions viel bedeutender ist, wie dieser Verbindungszug, dann kann man wohl daraus folgern, dass jener Teil funktionell eine gewisse Selbständigkeit erhalten habe, und dieser Verbindungsstrang nunmehr der Rest früherer Zeiten ist[1]). Damit steht auch im Einklang, dass ein Teil des zur Zunge gehörigen Abschnittes des Ganglions sich vom allgemeinen Ganglion gelöst hat. Ein wenig weiter oral tritt dann zwischen den Ausführgängen wieder Ganglienmasse auf, die langsam an Umfang nach vorne zu gewinnt und vielleicht mit dem hinteren Teile im Zusammenhange steht. Jetzt bekommt man, je weiter man nach vorne dringt, Bilder, die an frühere Stadien erinnern, wenngleich auch eine Weiterentwickelung des Ganglions an dieser Stelle bestimmt nicht stattgefunden hat. Eine Verbindung mit dem zur Zunge gehörenden Teile des Ganglions besteht natürlich nicht mehr.

Stadium XIII. (Rollo.) In bezug auf den vorderen Teil des Ganglions ist nicht viel Neues zu beobachten, und dem Umstand, dass das Ganglion, den Schnittbildern nach zu urteilen, vielleicht ein wenig mehr gerade nach vorne verläuft,

1) Es sei daran erinnert, dass sich diese Ungleichheit schon sehr früh angebahnt hat, indem in einem viel jüngeren Stadium gezeigt werden konnte, dass der innerhalb der Drüse gelegene Teil und der dem Nerven anliegende grössere Dimensionen zeigte wie der, der die Verbindung herstellt.

ist auch keine Bedeutung beizumessen, denn einmal kann das durch die individuelle Variationsbreite bedingt sein, und wenn auch das nicht der Fall ist, so muss man immer daran denken, dass die Schnittführung nicht immer die nämliche ist, und dass derartige scheinbare Unterschiede durch eine andere Messerführung bedingt sein können. An dem innerhalb der Zunge verlaufenden Teile des Nervus lingualis finden sich an verschiedenen Stellen ohne Zusammenhang miteinander und offenbar voneinander unabhängig Ganglienzellenhaufen, die insofern alle gleichzusetzen sind, als sie sämtlich dem Nervus lingualis angelagert sind. Von der oben bezeichneten Stelle aus nach dorsal zu findet man nun jetzt auch einen Ast des Ganglions, der allerdings sehr schnell an Umfang und Durchmesser abnimmt, um bereits an der Stelle, wo der erste von medial kommende Ast des ausführenden Systems in den Hauptgang einmündet, sein Ende zu finden. Entlang diesem Aste zieht weiter hin, unter ihm gelegen, ein Nervenstrang, und es scheint so, als ob diesem auch fernerhin Ganglienzellen angelagert seien; genau kann ich dies zwar nicht feststellen, weil weder die Form noch die Lagerung charakteristisch ist, und da zudem die Zahl, wenn es überhaupt Ganglienzellen sind, nur eine ganz geringe ist, so macht die Trennung gegen das Bindegewebe der Umgebung nicht unbedeutende Schwierigkeiten. In einem anderen, ebenfalls nach dorsal ziehenden Läppchen scheinen die Verhältnisse ähnlich zu liegen.

Stadium XIV. (August.) Auch das nun folgende Stadium bringt keine wesentliche Weiterentwickelung, das Ganglion findet noch immer an der nämlichen Stelle sein Ende, und man vermisst vor allem ein Weiterwachsen der einzelnen Zapfen, entsprechend der weiteren Ausbildung der Läppchen. Es scheint, als ob das Ganglion einen gewissen Endzustand erreicht hat, und nun die feinere Reizleitung nicht mehr durch das Ganglion, sondern durch die allenthalben vorhandenen

Nervenfasern erfolge, so dass also eine weitere Entwickelung nun auch nicht mehr zu erwarten ist. Demnach würde das Ganglion relativ früh das Ende seiner embryonalen Entwickelung erreicht haben.

Stadium XV. (Hild.) Je mehr nun die allgemeine Entwickelung sich dem Ende der Embryonalzeit nähert, um so mehr tritt das Ganglion an Bedeutung und Umfang zurück; während alle Teile eine Vermehrung des Volumens zeigen, während der Durchmesser der Haupt- und Seitenkanäle bedeutender geworden ist, und während eine Vermehrung des in dem Läppchen befindlichen sezernierenden Epithels eingetreten ist, findet eine Weiterentwickelung des Ganglions kaum statt. In bezug auf sein Volumen ist weder ein relativer, noch ein absoluter Fortschritt zu erkennen, es tritt vielmehr an Bedeutung gegenüber jüngeren Stadien zurück. Die Einheitlichkeit des Ganglions hat auch gelitten, denn während zuvor der über dem Musculus mylohyoideus und der unter diesem Muskel gelegene Teil nur Abschnitte eines einheitlichen Ganzen bildeten, findet man jetzt beide Teile getrennt, wenigstens kann eine Verbindung nicht ganz bestimmt nachgewiesen werden. Das wird auch noch dadurch schwerer, dass das Ganglion nicht an allen Stellen gleich stark ist, und solche Stellen, die bedeutendere Dimensionen aufweisen, abwechseln mit solchen, die schmaler und zarter sind. Dass ein indirekter Zusammenhang besteht zwischen den einzelnen Abschnitten, ist wohl als sicher anzunehmen, denn es ist wohl ausser allem Zweifel, dass die einzelnen Teile des Ganglions alle mit dem Nervus lingualis in Verbindung stehen, und nun durch dessen Vermittlung Reize von dem einen Teile nach dem anderen gelangen können. Wenn in der Tat nun eine Trennung in einzelne Abschnitte eingetreten ist, dann ist das wohl als ein Analogon aufzufassen, zu dem Befunde an der Zunge, wo ein ähnlicher Prozess ebenfalls den Zerfall der zu diesem Organe

gehörenden Teile des Ganglions in einzelne Abschnitte schon zu einer früheren Zeit hervorgerufen hat. Durch diese Trennung wird die Selbständigkeit der einzelnen Teile noch erhöht, und man kann das vielleicht als eine Art physiologischer Weiterentwickelung ansehen. Allzuweit gehende Schlüsse kann man daraus aber noch nicht machen, denn über die Funktionen dieser Ganglienzellenhaufen sind wir noch ganz im unklaren, wie weit ihnen ein Einfluss auf die Sekretion der Drüsenzellen zuzuerkennen ist, steht noch dahin.

Die stärksten Dimensionen finden wir an der Stelle, wo früher die Teilung in die einzelnen Läppchen gesehen werden konnte, also da, wo die Septen zweiter Ordnung sich von dem Hauptseptum lösen. Der über dem Musculus mylohyoideus gelegene Teil zieht als relativ feiner Strang in der direkten Umgebung der Hauptausführgänge beider Drüsen nach vorne. Auch hier hat seine Einheitlichkeit gelitten; an der Stelle, wo der Nervus lingualis unter dem Ausführgange durchtritt, kann man den Zusammenhang mit dem Nerven ganz gut erkennen, und ein wenig weiter oral findet man dann auch wieder bedeutende Ganglienmassen angelagert, doch liegt das schon wieder im Bereiche der Zunge.

Stadium XVI. (H.) Die eben angedeuteten Verhältnisse bilden sich immer mehr heraus, das Ganglion verliert immer mehr an Bedeutung, und die Dimensionsunterschiede der einzelnen Teile nehmen, wenn auch langsam, so doch deutlich zu, am stärksten ist immer noch der Hauptast ausgebildet, der so ziemlich die gesamte Drüse der Länge nach durchsetzt, und auch jetzt noch als treuer Begleiter des Hauptausführungsganges gefunden wird. Je nach der Richtung und der Stelle, die man untersucht, kann man ein wechselndes Verhältnis der Lage beider Organe finden, und ich glaube, dass man auch darauf kein so bedeutendes Gewicht zu legen hat, wie auf die gegenseitigen nachbarlichen Verhältnisse überhaupt, es

sprechen diese, wenn auch ein direkter Zusammenhang nirgends gefunden werden kann, doch ohne Frage dafür, dass enge Beziehungen zwischen Ganglienzellen und Epithelzellen bestehen.

Im allgemeinen kann man wohl sagen, dass die Hauptmasse des Ganglions vor dem Ausführungsgange gelegen ist, wenn das auch wegen der vielen Krümmungen und Biegungen, die dieser Epithelgang und damit der ihm folgende Ganglienzellenzug macht, oft nicht leicht zu entscheiden ist. Eine echte Terminalbildung findet sich nicht, denn die am Ende zu beobachtende Endanschwellung kann unmöglich als eine besondere Bildung angesehen werden. Auf dem Zuge vom Musculus mylohyoideus nach unten und medial findet sich der Ganglienzug zwischen den beiden Ausführgängen, und wenn er nun hier eine schmale langgestreckte Form angenommen hat, dann darf das vielleicht auf mechanische Ursachen zurückgeführt werden. Dies scheint mir aber nicht unbedingt zutreffend, denn dann müsste die geringe Breite durch eine bedeutendere Ausdehnung in die Tiefe ersetzt sein, und da dies nicht der Fall ist, so kann man wohl annehmen, dass eine mechanische Beeinflussung der Form des Ganglions nicht in dem Masse stattfindet, ebenso wie auch kein umgekehrter Fall im jetzigen Stadium gefunden wurde, dass nämlich das Ganglion einen formengebenden Einfluss auf die anderen Teile ausübe. Aus der Lagerung des Ganglienzellenzuges erklärt sich auch die nachbarliche Beziehung zu den Gefässen, denn alle diese Organe sind ja zusammen eingebettet in das Bindegewebe der Septen. Wenn sich nun auch in direkter Umgebung des Ausführganges Gefässe finden, so scheinen diese sich niemals zwischen Epithel und Ganglienzellenzug einzuschieben, vielmehr verlaufen sie entweder in anderer Beziehung zum Epithel oder sie finden sich in der Rinne, die die beiden zuletzt genannten Organe miteinander bilden. Das betrifft zunächst die kleineren Gefässe und Seitenäste.

Stadium XVII. (T. V.) Wenn man die Serie von dorsal her durchmustert, dann findet man gelegentlich unvermittelt zwischen den Epithelhaufen ein Konglomerat von Ganglienzellen, meist allerdings in grösserer oder geringerer Nähe der Ausführwege, häufig diesen sogar direkt angelagert. Die Dicke solcher Haufen ist im allgemeinen keine bedeutende, dürfte im Durchschnitt 20 μ betragen und wohl nur in den seltensten Fällen 30 μ übersteigen. Das Vorhandensein von Nervenfasern in der engeren oder weiteren Umgebung dieser Haufen deutet auf einen Zusammenhang mit dem Konglomerat hin, und es wird auf diese Weise wohl auf eine leitende Verbindung unter den einzelnen Ganglien möglich.

Die zu innerst gelegenen Läppchen scheinen mehr Ganglien zu besitzen, wie die der Peripherie, doch kann man daraus, wie auch aus dem Umstand, dass nicht alle Läppchen solche Haufen zu besitzen scheinen, keinen allzu grossen Wert legen, und man ist wohl kaum berechtigt, daraufhin auf eine Ungleichheit der einzelnen Bezirke schliessen zu wollen. Eine Verbindung der Ganglien mit den einzelnen Epithelhaufen besteht wohl, doch konnte sie bei der angewandten Technik nicht zur Darstellung gebracht werden.

Da, wo die stärksten Seitenäste sich von dem Hauptausführungsgang trennen, findet man eine Ganglienmasse, die alle zuvor beschriebenen an Dimensionen bedeutend übersteigt, indem sie eine Breite zeigt, die die des Hauptausführungsganges zirka um das Doppelte übertrifft (cf. Fig. 28). Auch hier findet sich zwischen Ganglienmasse und Ausführungsgang eine gewisse Menge von Bindegewebe. Dieser Haufen verjüngt sich nach vorn zu bedeutend und findet dann allmählich sein Ende. Ein wenig vor dieser Stelle treten dann von den verschiedensten Septen kleine Ganglienzellhaufen auf, die oft nur aus relativ geringen Mengen von Zellen zusammengesetzt sind, und mitunter nur in einem Schnitt gesehen werden; im nächsten deutet

dann oft schon nichts mehr auf diese Stelle hin. Da, wo die Hauptausführungsgänge beider Drüsen um den freien Rand des Musculus mylohyoideus herumbiegen, findet man einen Teil des Ganglions zwischen den beiden Gängen, offenbar nur die Weiterbildung früher angedeuteter Zustände. Auch das spricht wieder dafür, dass das Ganglion jetzt keine einheitliche Bildung mehr ist, sondern in einzelne untereinander gleichwertige oder auch ungleichwertige Stücke zerfällt, dabei scheinen mechanische Verhältnisse keine allzu bedeutende

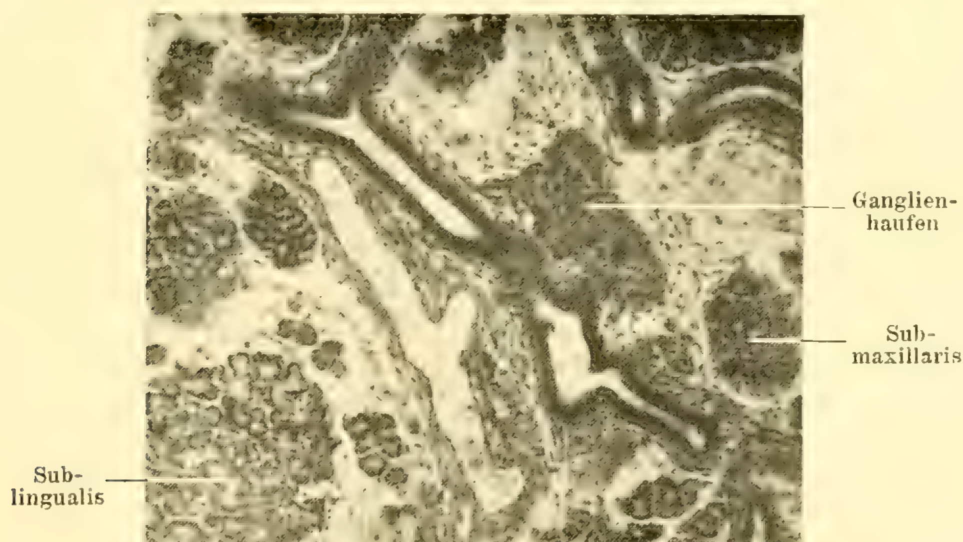



Fig. 28.

Rolle zu spielen. Beachtenswert ist, dass jetzt auch wieder der an der Umbiegungsstelle um den Musculus mylohyoideus gelegene Abschnitt den anderen Teilen in seinen Dimensionen bedeutend nachsteht. Nun nimmt nach vorne zu die Zahl der Ganglienhaufen schnell ab und bald wird die Drüse ganz aus dem Gesichtsfeld gedrängt durch die sich immer mehr ausbreitende Sublingualis.

Die Verhältnisse des zur Zunge ziehenden Teiles des Ganglions haben für den vorliegenden Fall weiter kein Interesse und können vernachlässigt werden.

Es ist von Wichtigkeit festzustellen, dass auch hier bei der Maus genau so, wie das auch seinerzeit beim Schwein festgestellt werden konnte, die Ganglienhaufen in der Zunge und die in der Drüse einen gemeinsamen Mutterboden haben, dass es sich auch bei der Bildung des Ganglion sublinguale um ein, wenigstens für diese beiden Tiergruppen gemeinsames allgemeines Gesetz handelt, das freilich den jeweiligen Verhältnissen entsprechend modifiziert worden ist.

## Zusammenfassung.

1. Die Submaxillaris entsteht an der Vereinigungsstelle des Zungenepithels mit dem der seitlichen Mundbucht und stellt zu Anfang einen Zapfen dar; schon früh kann man einen Hals- und Kopfteil trennen.

2. Der Epithelzapfen wächst nach hinten und später auch nach aussen, schliesslich krümmt er sich nach vorn.

3. Die Knospenbildung setzt sehr bald ein, und zwar vorwiegend an der hinteren Wand. Aus diesen Knospen werden später die Seitenäste des ausführenden Systems und der sezernierende Abschnitt.

4. Die Sublingualis legt sich lateral von der Submaxillaris an, eine Kreuzung beider Drüsen findet nicht statt.

5. Aus den Knospen werden durch Ausbildung von Halsteilen Endkolben.

6. Die Endknospen werden immer möglichst peripher gestellt, sowohl zu Anfang in der Gesamtbildung, wie auch später in den einzelnen Läppchen, sie liegen mitunter einander so nahe, dass sie sich in der Form beeinflussen.

7. Die Submaxillaris der Maus zeigt einen gewissen Etagenbau, wenn freilich auch nicht so deutlich wie das Schwein.

8. Es besteht ein Parallelismus zwischen dem einheitlichen Anfangsgebilde und den Endknospen späterer Stadien.

9. Die einzelnen Drüsenteile weichen sich gegenseitig aus, die dabei entstehenden Winkel werden möglichst durch Bögen ausgeglichen.

10. Das Verzweigungsbild der Submaxillaris ist vielfach ein einseitig mediales, weil der laterale Raum durch die Sublingualis besetzt ist.

11. Erst relativ spät trennen sich die Entwickelungswege der Submaxillaris und Sublingualis in bezug auf die einzelnen Zellen.

12. Der Ductus submaxillaris bildet vor der Mündung eine Ampulle, der Ductus sublingualis aber nicht.

13. Mit zunehmendem Wachstum wird der Aufbau der einzelnen Läppchen kompakter; mechanische Verhältnisse spielen dabei eine bedeutende Rolle.

14. Die Grenze zwischen Mundepithel und Drüsenepithel ist zu Anfang keine ganz scharfe.

15. Im Anfang findet sich eine Kommunikation des Mundhohlraumes mit einem Lumen im Innern der Drüse. Diese Kommunikation schwindet dann, um sich schliesslich als Mündung von neuem zu bilden.

16. Die Zellen der Ampulle sind platt (später mehr wie zu Anfang).

17. Die Lumenbildung, die weit ins Fetalleben zurückreicht, kommt durch Zellvermehrung und Durchauseinanderweichen der Zellen, nicht durch Zelleinschmelzung zustande.

18. Die Vorbuckelungen des Hauptganges eines frühen Stadiums tragen den Keim in sich für die Seitenzweige dieses und für die Endknospen späterer Stadien.

19. Mechanische Einflüsse spielen bei der Entwickelung der feineren Verhältnisse des Bindegewebes eine bedeutende Rolle.

20. Kapsel und Septen werden wahrscheinlich hervorgerufen durch den Reiz, den die Epithelien auf das Bindegewebe ausüben.

21. In die Kapsel der Submaxillaris dringt auch die Sublingualis ein.

22. Die Fasern bilden sich zuerst an den Punkten der grössten mechanischen Beanspruchung.

23. Die Bedeutung der Kapsel nimmt dauernd ab, ihre Aufgabe ist vorwiegend eine transitorische.

24. Die Septen und die Kapsel sind Züge geordneten Bindegewebes, ausser an dieser Stelle ist die Rolle des Bindegewebes vorwiegend eine passive.

25. Das Bindegewebe der Submaxillaris ist bei der Maus viel geringer ausgebildet wie beim Schweine.

26. Eine Reihe von Organen der Nachbarschaft übt einen mehr oder minder bedeutenden Einfluss auf die Gestalt der Kapsel aus.

27. Die Ganglienhaufen der Zunge und die der Submaxillaris entstammen derselben Matrix, nämlich dem Ganglion sublinguale, das am Nervus lingualis gefunden wird.

28. Das Ganglion wächst entlang den stärkeren Nervenzweigen.

# Literaturverzeichnis.

1. Ackerknecht, Ein eigenartiges Organ im Mundhöhlenboden der Säugetiere. Anat. Anz. Bd. 41. p. 434—449.
2. Arnold, Handbuch der Anatomie 1847—51.
3. Bärner, Über die Backendrüsen der Haussäugetiere. Arch. f. Tierheilkunde 1893.
4. Bardeleben, K. v., Glandula submaxillaris oder submandibularis oder mandibularis. Anat. Anz. Bd. 31.
5. Böhm, A. A. und Davidoff, M., Lehrbuch der Histologie des Menschen einschl. d. mikroskop. Technik. Wiesbaden 1915.
6. Boll, Franz, Die Bindesubstanz der Drüsen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 5. 1869.
7. Derselbe, Beiträge zur mikroskop. Anatomie der acinösen Drüsen. Diss. Berlin 1869.
8. Bonnet, R., Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Haussäugetiere. Berlin 1891. 2. Aufl. 1912.
9. Brunn, v., Die Lymphknoten der Unterkieferspeicheldrüse. Arbeiten aus der chir. Universitätsklinik. Berlin 1904.
10. Braus, Sekretkanälchen und Deckleisten. Anat. Anz. Bd. 22. 1903.
11. Breslauer, W., Über die Entwickelung des fibrillären Bindegewebes. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. 5. 1869.
12. Bujard, Reconstructions plastiques des glandes salivaires d'un foetus humain de 10 semaines environ. Anat. Anz. Bd. 38. p. 115—127.
13. Chievitz, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Speicheldrüsen. Arch. f. mikroskop. Anat. 1885.
14. Crooker, George, Contributions to the Anatomy and Development of the salivary Glands in the mammalia. New York 1913.
15. Ewald, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Speicheldrüsen des Hundes. Diss. Berlin 1870.
16. Flint, Das Bindegewebe der Speicheldrüsen und des Pankreas und seine Entwickelung in der Glandula submaxillaris. Arch. f. Anatomie und Entwickelungsgeschichte 1903.

17. Gianuzzi, Von den Folgen des beschleunigten Blutstromes für die Absonderung des Speichels. Vorgelegt v. C. Ludwig. Bericht der Sächs. Gesellschaft d. Wissenschaften 1865. Nr. 27.
18. Göppert, Die Entwickelung des Mundes und der Mundhöhle mit Drüsen und Zunge; die Entwickelungslehre der Schwimmblase, der Lunge und des Kehlkopfes der Wirbeltiere. In Hertwig: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere. Jena 1906.
19 Gregoire, R., Le Nerf faciale et la parotide. Journ. d'Anat. 1912. p. 437—447.
20. Hamecher, Vergleichende Untersuchungen über die kleinen Mundhöhlendrüsen unserer Haussäugetiere. Diss. Leipzig 1905.
21. Hammar, Notiz zur Entwickelung der Zunge und der Mundspeicheldrüsen beim Menschen. Anat. Anz. 1901.
22. Jefferson, The Parotid Gland. Anat. Anz. Bd. 41. p. 781—789.
23. Illing, Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Speicheldrüsen. Anat. Hefte 1907.
24. Derselbe, Vergleichende makroskopische und mikroskopische Untersuchungen über die submaxillaren Speicheldrüsen der Haussäugetiere. Anat. Hefte 1904.
25. Kallius, Verhandlungen der anat. Gesell. 1905.
26. Derselbe, Beiträge zur Entwickelung der Zunge. 3. Teil. Säugetiere. 1. Anat. Hefte. Bd. 41.
27. Kamocki, Über die Entwickelung der Beermannschen tubulöser Drüsen. Internat. Monatsschrift für Anat. u. Histologie 1884.
28. Krause, R., Beiträge zur Histologie der Speicheldrüsen. Arch. f. mikroskop. Anat. und Entwickelungsgeschichte 1902.
29. Derselbe, Beiträge zur Histologie der Speicheldrüsen. Die Bedeutung der Gianuzzischen Halbmonde. Arch. f. mikroskop. Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Bd. 49. 1897.
30. Derselbe, Zur Histologie der Speicheldrüsen. Arch. f. mikroskop. Anatomie und Entwickelungsgeschichte. 1895.
31. Küchenmeister, Über die Bedeutung der Gianuzzischen Halbmonde. Arch. f. mikroskop. Anatomie und Entwickelungsgeschichte 1895.
32. Kultschitzky, Zur Lehre vom feineren Bau der Speicheldrüsen. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie 1884.
33. Löwenthal, Die Glandula infraorbitalis und eine besondere der Parotis anliegende Drüse bei der weissen Ratte. Arch. f. mikroskop. Anat. und Entwickelungsgeschichte 1900.
34. Derselbe, Über die Stellung der sogen. Glandula retrolingualis. Anat. Anz. Bd. 42. p. 385—410.
35. Derselbe, Historisch-kritische Notiz über die Glandula submaxillaris. Anat. Anz. Bd. 10.
36. Maschke, Über die Nervenendigungen in den Speicheldrüsen bei Vertebraten und Evertebraten. Berlin 1900.
37. Maziarsky, Über den Bau und die Einteilung der Drüsen. Anat. Hefte. Bd. 18 u. H. 58. 1901.











38. Mislawsky, N. H. und Smirnow, A. E., Zur Lehre von der Speichelabsonderung. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1893. Suppl.
39. Dieselben, Weitere Untersuchungen über die Speichelsekretion. Ebenda 1896.
40. Maximow, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Speicheldrüsen. Arch. f. Anat. u. Pysiol. 1901.
41. Metzner, Fötale Speicheldrüsen. Verh. d. Gesell. Deut. Naturforscher und Ärzte zu Köln. 1908.
42. Moral, Über die ersten Entwickelungs-Stadien der Glandula submaxillaris. Anat. Hefte. Bd. 47. H. 142. Wiesbaden 1912.
43. Derselbe, Über die ersten Entwickelungs-Stadien der Glandula parotis. Anat. Hefte. Bd. 47. H. 142. Wiesbaden 1912.
44. Müller, Über Sekretkapillaren. Arch. f. mikroskop. Anatomie 1895.
45. Oppel, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1900.
46. Peters, Untersuchungen über die Kopfspeicheldrüsen bei Pferd, Rind und Schwein. Diss. Giessen 1904.
47. Pflüger, Die Endigungen der Absonderungsnerven in den Speicheldrüsen und die Entwickelung der Epithelien. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 5. 1869.
48. Poljakoff, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Physiologie des lockeren Bindegewebes. Arch. f. mikroskop. Anat. und Entwickelungsgeschichte. Bd. 45.
49. Retzius, Über die Anfänge der Drüsengänge und die Nervenendigungen in den Speicheldrüsen des Mundes. Biol. Unters. N. F. 3. Stockholm 1892.
50. Solger, Über den feineren Bau der Glandula submaxillaris des Menschen mit besonderer Berücksichtigung der Drüsengranula. Festschrift zum 70. Geburtstag von C. Gegenbaur.
51. Smirnow, Zur Frage über den mikroskopischen Bau der Submaxillaris beim erwachsenen Menschen. Anat. Anz. 1903.
52. Stöhr, Über Schleimdrüsen. Festschrift f. A. v. Koelliker 1887.
53. Derselbe, Über die menschliche Unterzungendrüse. Zeitschr. d. physik.-med. Gesellsch. Würzburg 1903.
54. Derselbe, Über Randzellen und Sekretkapillaren. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1896. Bd. 47.
55. Weishaupt, Ein rudimentärer Seitengang des Ductus parotideus (Ramus mandibularis ductus parotidei). Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1911.
56. Wildt, Ein Beitrag zur mikroskop. Anatomie der Speicheldrüsen. Bonn 1894.
57. Zumstein, Über die Unterkieferdrüse einiger Säuger. Marburg 1891.

Aus dem anatomischen Institut in Leipzig.

# Über die

# Muskeln und Nerven der Extremitäten von Iguana tuberculata Gray.

von

Carl Rabl,

Leipzig.

*Mit 23 Figuren auf Tafel XVIII—XXII.*

## Vorwort.

Die vorliegende Abhandlung war ursprünglich bestimmt, dem II. Teil meiner „Bausteine zu einer Theorie der Extremitäten der Wirbeltiere" einverleibt zu werden. Verschiedene Umstände lassen es mir ratsam erscheinen, meine Absicht aufzugeben und die Abhandlung selbständig zu veröffentlichen. Ihr sollen noch andere folgen. So sind die Tafeln zu einer Arbeit über den Carpus und Tarsus der Saurier bis auf ein paar Zeichnungen seit mehr als 11 Jahren vollkommen fertig; ebenso besitze ich aus jener Zeit sehr zahlreiche stenographische Aufzeichnungen, die ich während der Präparation niedergeschrieben habe.

Die Abhandlung über die Muskeln und Nerven der Extremitäten von Iguana tuberculata ist schon seit 7 Jahren so gut wie druckfertig; sie bedurfte nur einer Revision, sowie eines Vorwortes und Schlusses. Ausser von Iguana habe ich auch die Muskeln und Nerven von Uromastix Hardwickii und Varanus griseus präpariert und zahlreiche Abbildungen davon angefertigt; namentlich über Uromastix sind die Untersuchungen fast abgeschlossen. Leider war ich aber bisher nicht imstande, die noch bestehenden Lücken durch neue Untersuchungen auszufüllen, und ich will daher die Arbeit, wenigstens vorderhand, noch nicht veröffentlichen. Ich erwähne dies nur, um zu zeigen, dass sich meine Untersuchungen und die daraus

gezogenen Schlüsse keineswegs bloss auf die an Iguana gewonnenen Resultate beziehen. Übrigens ist eine Untersuchung, die sich auf eine einzige oder einige wenige Formen bezieht, wenn sie genau ist, viel wertvoller, als eine solche, die ein paar Dutzend von Formen zum Gegenstande hat und auf die man sich nicht verlassen kann.

Meine nächste Arbeit wird freilich mit dem Bau und der Entwickelung der Extremitäten der Saurier nichts zu tun haben. Es ist meine Absicht, zunächst noch meine schon vor mehr als 8 Jahren über die Entwickelung der Retina der Säugetiere angestellten Beobachtungen, die für das Verständnis des Baues der fertigen Retina sehr wichtig sind, zu veröffentlichen.

# Iguana tuberculata Gray.

## I. Vordere Extremität.

### A. Muskulatur.

### Rumpfarm-, Rumpfschulter- und Schultermuskeln.

Pectoralis (1, Fig. A, B u. C, Taf. XVIII) (Pectoralis major Mivart). Ein mächtiger, die ganze ventrale Seite der Brust einnehmender Muskel. Derselbe entspringt vom medialen Ende der Clavicula (in dem abgebildeten Fall, bei einem Exemplar von 110 cm Länge, in einer Strecke von ungefähr 0,5 cm Länge), ferner vom queren und sagittalen Schenkel des Episternum, von der ventralen Fläche des Sternum und den medialen Enden der sich an dasselbe ansetzenden Rippen (Sternocostalleisten), sodann vom Xyphisternum (Parker) und den zwei an dasselbe herantretenden Sternocostalleisten. Mit seinem distalen Ende steht er überdies mit den vom Obliquus abdominis externus superficialis ausstrahlenden aponeurotischen Fasern

und endlich noch mit dem Rectus abdominis in Verbindung. Diese letztere Verbindung ist so innig, dass der Muskel, wie Mivart sagt, als eine „anterior continuation“ des Obliquus externus erscheint.

Zu dem Gesagten bemerke ich noch, dass bei meinem Exemplar fünf und nicht, wie gewöhnlich angegeben wird und wie ich dies auch an einem Skelet des mit Iguana nahe verwandten und zu den Iguaniden gehörigen Metopocerus cornutus sehe, vier Rippen direkt an den Seitenrand des Sternum traten. An das Xyphisternum traten zwei Sternocostalleisten, die zweite stand aber mit der betreffenden Rippe nicht direkt im Zusammenhang. Offenbar bestehen in dieser Hinsicht individuelle Verschiedenheiten.

Die distale Hälfte des Pectoralis ist im frischen Zustande intensiver rot gefärbt als die proximale. Die Fasern des Muskels konvergieren gegen das Tuberculum majus humeri, wo die Insertion erfolgt. Von der Innervation wird später die Rede sein; hier mag nur erwähnt werden, dass der den Muskel versorgende Nerv den Coracobrachialis und Biceps umgreift, sich in zwei Hauptäste teilt und von der dorsalen Seite her in den Muskel eintritt.

Unterhalb des Pectoralis, in dem Winkel zwischen sagittalem und querem Schenkel des Episternum, liegt eine glänzende, aponeurotische Fascie.

Deltoideus (Fig. A, B u. C, Taf. XVIII). Gleichfalls ein kräftiger Muskel, an dem man zwei Portionen unterscheiden kann: eine Portio clavicularis, deren Ursprung sich unter dem queren Schenkel des Episternum herabschiebt, und eine Portio scapularis, die im dorsalen Abschnitt vom Trapezius bedeckt wird und von der Clavicula, Scapula und einem dreieckigen Feld des Suprascapulare entspringt. Der Teil der Portio scapularis, der noch von der Clavicula entspringt, nimmt deren äusseres Drittel ein, darauf entspringt der Muskel von dem Fortsatz

der Scapula, mit dem sich die Clavicula verbindet und der gewöhnlich als Acromion aufgefasst wird. Darauf folgt dann der Ursprung von der äusseren Fläche der Scapula und endlich der von dem dreieckigen Feld des Suprascapulare. Der Nerv, der den Muskel versorgt (N. axillaris), wird von hinten her in der Lücke zwischen Deltoideus und Latissimus auf der dorsalen Fläche des Subscapularis sichtbar. Er kommt auf diese Fläche, nachdem er die Spalte zwischen Latissimus und Subscapularis passiert hat. Ich nenne den Nerv N. axillaris, weil er einen Muskel versorgt, der zweifellos dem Deltoideus entspricht und auch von allen Autoren als solcher gedeutet worden ist. Aber ich bemerke, dass der Nerv einen anderen Verlauf nimmt, als der N. axillaris des Menschen und der übrigen Säugetiere (z. B. Hund und Kaninchen). Während er hier bekanntlich distal vom Teres minor, lateral vom langen Kopf des Triceps durch die sogenannte laterale Achselhöhle tritt, liegt er bei Iguana medial und zugleich dorsal vom langen Kopf des Triceps, tritt also durch eine Lücke, welche mit der medialen, nicht mit der lateralen Achsellücke zu vergleichen ist. Ein, einem Teres minor vergleichbarer Muskel ist nicht vorhanden; vielleicht steckt er, sozusagen, noch im Deltoideus.

Eine Teilung der ventralen, clavicularen Portion des Muskels, wie sie Mivart beschrieben hat, war an meinem Exemplar nur im dorsalen Teil dieser Portion nachweisbar.

Der Muskel inseriert, wie Mivart richtig angegeben hat, an der äusseren Seite des Tuberculum maj. humeri, von der Insertion des Pectoralis durch die Insertion des Coracohumeralis und andererseits (distalwärts) durch den Ursprung des Brachialis getrennt.

Fürbringer und nach ihm Osawa unterscheiden die beiden Portionen des Muskels als eigene Muskeln; die eine bezeichnen sie als Cleidohumeralis, die andere als Dorsalis scapulae. Letzterer Muskel ist indessen ein anderer, als der,

den schon Rüdinger mit dem gleichen Namen bezeichnet hatte [1]).

Latissimus dorsi (3, Fig. B u. C). Entspringt von den Dornfortsätzen der zwei letzten Halswirbel und der ersten sieben Brustwirbel und im Anschluss daran von der die Rückenmuskulatur deckenden Fascie (F. lumbodorsalis). Mivart gibt an, dass er bei seinem Exemplar von drei Hals- und neun Brustwirbeln den Ursprung genommen habe. Der Ursprung variiert also allem Anscheine nach. Im proximalen Abschnitt wird der Muskel, wie bei den Säugetieren, vom Trapezius bedeckt, und seine gegen den Humerus konvergierenden Fasern lassen eine kräftige Sehne hervorgehen, die zwischen dem langen Kopf des Triceps und dem Sehnenstreif, der zu diesem tritt und von dem später die Rede sein wird, hindurchtritt, um sich am Humerus zu inserieren. — Von seiner Innervation wird später berichtet werden.

Coracohumeralis (4, Fig. A u. C) (Epicoraco-humeral Mivart, Supracoracoideus Fürbringer). Entspringt von den zwei, nach vorn und innen gerichteten Knochenspangen des Coracoids (Epicoracoid und Procoracoid), der sie verbindenden Knorpelspange am freien vorderen Rande und endlich der die Fenestra coracoidea anterior verschliessenden Membran. Der Muskel deckt zum Teil die Ursprünge des Coracobrachialis und Biceps, die sich ventralwärts an den Coracohumeralis anschliessen. Innerviert wird der Muskel von einem Nerv, der durch ein, unmittelbar vor und ventralwärts von der Pfanne die Wurzel des Coracoids durchsetzendes Loch (Foramen supracoracoideum Fürbringer) hindurchtritt. Der Nerv wird von Fürbringer als N. supracoracoideus bezeichnet. Von ihm wird später noch die Rede sein. Der Muskel findet seine

[1]) Der von Rüdinger als Dorsalis scapulae bezeichnete Muskel ist wohl sicher der Scapulo-humeralis.

Insertion am oberen Ende des Tub. maj. zwischen den Insertionen des Pectoralis und Deltoideus.

Scapulohumeralis (5, Fig. C) (Infraspinatus? Mivart). Entspringt von der die Fenestra coracoscapularis Fürbringer verschliessenden Membran und den umgebenden Knochen, vor allem von der vor und ventralwärts von der Fenestra scapularis Fürbringer gelegenen, breiten Knochenspange. Er ist viel schwächer als der vorige, zieht unter dem vom Tub. minus humeri zum ventralen Rande der Scapula verlaufenden Ligament, sowie unter dem zum dorsalen Tricepskopf laufenden Sehnenstreif, von dem weiter unten noch die Rede sein wird, hindurch und setzt sich dorsal und distal vom Tub. minus, neben dem Latissimus am Oberarm an. Mivart hält den Muskel für ein Homologon des Infraspinatus der Säugetiere[1]).

Mivart fasst mehrere Muskeln, die zum hinteren Rand und der inneren Fläche der Scapula ziehen, zusammen und sagt, dass sie ausser dem Serratus magnus, wahrscheinlich auch dem Levator anguli scapulae und dem Rhomboideus entsprechen, bemerkt aber zugleich, dass er geneigt sei, anzunehmen, dass der letztere Muskel bei Iguana fehle. Ich glaube folgende Muskeln unterscheiden zu müssen:

Serratus (6, Fig. C). Er ist der grösste der hier in Frage kommenden Muskeln, entspringt von den ventralen Teilen der zwei letzten Halsrippen und geht an den hinteren Rand des verkalkten ventralen und des knorpeligen dorsalen Abschnittes des Suprascapulare. Der Muskel ist der Serratus superficialis s. Thoraci-scapularis superficialis Fürbringers ein Name, der für den Muskel von Iguana allerdings nicht zutrifft.

An diesen Serratus schliesst sich der Rhomboideus

[1]) Dieselbe Ansicht hatten schon Meckel und Stannius vertreten.

(nicht gezeichnet) an, der von der dritt- und viertletzten Halsrippe entspringt und sich an der medialen Fläche des knorpeligen und des verkalkten Teiles des Suprascapulare ansetzt. Der Muskel entspricht der tiefen Schichte des Collo-thoraci-scapularis profundus = Levator scapulae et Serratus prof. Fürbringers.

Getrennt von diesem ist ein schmaler Muskel, der vom ventralen Ende der drittletzten Halsrippe entspringt und sich etwas mehr ventral, als der eigentliche Rhomboideus am Suprascapulare inseriert. — Endlich schliesst sich an den Rhomboideus in seiner Insertion noch ein Muskel an, den ich als Levator scapulae bezeichnen möchte, da er in seiner Insertion und Wirkung einem solchen zu entsprechen scheint. Die Insertion nimmt nämlich den vorderen oberen Winkel und den oberen Rand des Suprascapulare ein. Der Muskel kommt vom proximalen Ende der Halswirbelsäule, in dem der Untersuchung zugrunde gelegten Exemplare vom ersten Halswirbel. Er entspricht dem Collo-scapularis superficialis s. Levator scapulae superficialis Fürbringers.

Die Auffassung, die in dieser meiner Beschreibung zum Ausdrucke kommt, scheint mir richtiger zu sein als die Mivarts, dessen Beschreibung mit der meinigen übrigens nicht ganz übereinstimmt. Möglicherweise zeigen diese Muskeln einen grösseren Grad von Variabilität. Auf alle Fälle wäre eine auf eine grössere Zahl von Exemplaren ausgedehnte Untersuchung sehr erwünscht.

Ich selbst habe auf diese Muskeln hin nur noch ein 65 cm langes Exemplar untersucht und mir darüber folgende Notizen gemacht. (Vorausschickend bemerke ich, dass bei diesem Exemplar nur vier Rippen direkt an das Sternum herantraten, nicht fünf, wie bei dem grossen, 110 cm langen Exemplar. Es lag also hier das gewöhnliche Verhalten vor. An das Xiphisternum traten, wie beim grossen Exemplar, zwei Rippen.)

Über den Serratus habe ich notiert, dass er sich so verhielt, wie beim grossen Exemplar, dass er also von den ventralen Teilen der zwei letzten Halsrippen entsprang und an den Hinterrand des verkalkten und des knorpeligen Teiles des Suprascapulare ging. Vom Rhomboideus habe ich bemerkt, dass er mit drei, nicht wie beim grossen Exemplar mit zwei Zacken entsprang, die, deutlich voneinander getrennt, vom dorsalen Teil der vorletzten, dritt- und viertletzten Halsrippe kamen. Die Portion, die von der vorletzten Halsrippe, also der Rippe des 7. Wirbels kam, demnach die hinterste Portion, war die schwächste. Der Muskel setzte sich an der Innenfläche des Suprascapulare an.

Ausserdem entsprang lateral von der mittleren Portion dieses Muskels, also vom ventralen Ende der drittletzten Halsrippe ein ziemlich schmaler, auf diese einzige Ursprungszacke beschränkter Muskel, der sich ebenso, wie der Rhomboideus, an der Innenfläche des Suprascapulare ansetzte. Er dürfte dem Teil des Collo-thoraci-scapularis entsprechen, den Fürbringer auch als Serratus profundus bezeichnet. Ich möchte diesen Muskel dem Rhomboideus zurechnen. Mit Meckel halte ich es für wahrscheinlich, dass der von Fürbringer als Collo-thoraci-scapularis bezeichnete Muskel dem Rhomboideus der Säugetiere entspricht, weshalb ich für ihn auch diesen Namen gewählt habe. Der Grund, den Fürbringer gegen diese Homologisierung anführt, erscheint mir nicht stichhaltig; er meint nämlich, dieser Deutung sei nicht beizustimmen, „da die bezüglichen Muskelteile von Cervicalrippen ihren Ursprung nehmen". Dann darf man aber auch den „Thoraci-scapularis superficialis", der ähnlich, wie bei Iguana, auch bei andern Eidechsen bloss von den zwei letzten Halsrippen entspringt, nicht als Serratus bezeichnen; und doch sagt Fürbringer, dass der Muskel „unzweifelhaft dem System des Serratus" angehöre (1876, p. 705). — Der er-

wähnte Rhomboideus scheint von Ästen des 5., 6. und 7. Spinalnerven versorgt zu werden.

Über den Levator scapulae des kleinen Exemplares von Iguana habe ich notiert, dass er vom Processus transversus des ersten Halswirbels entsprang, vorn vom Sternocleidomastoideus (Capiti-cleido-episternalis Fürbringer) bedeckt wurde und sich in zwei Portionen teilte, von denen die schwächere ventral am Vorderrande des Suprascapulare, die stärkere dorsale an der Aussenfläche desselben sich inserierte. Zwischen den beiden Portionen traten Äste des III., IV. und V. Spinalnervs durch, um sich in der Haut zu verzweigen.

Auffallend war an diesem Exemplar noch die kräftige Entwickelung der Intercostalmuskeln zwischen den Rippen des 5. und 6. und des 6. und 7. Halswirbels. Der Plexus brachialis kommt am ventralen Rande des die Rippe des 6. und 7. Halswirbels verbindenden Intercostalmuskels hervor; er wird also von diesem Muskel bedeckt. —

Zu den Rumpfschultermuskeln muss endlich noch einer gezählt werden, den Mivart als Costocoracoid bezeichnet hat. Fürbringer gebraucht dafür den Namen Sternocostoscapularis. Der Muskel entspringt von der ersten Sternocostalleiste und hat eine eigentümliche, schwer zu beschreibende Insertion. Von der lateralen Ecke des Sternum, dorsal von dem Falz, in den das Coracoid eingepasst ist, entspringt ein Sehnenstreif, der zwischen dem Subscapularis und Teres hindurch an die dem Thorax zugewendete, also mediale Fläche der Scapula zieht, um sich daselbst zu inserieren (Ligamentum sternoscapulare internum Fürbringer). An diesen Sehnenstreif tritt nun der Muskel heran. Er inseriert also mittels desselben eigentlich an der Scapula, nicht an dem Coracoid, und sollte daher richtiger Costoscapularis heissen. Der genannte Sehnenstreif zeigt nun aber auch noch eigenartige Beziehungen zu einer mächtigen Sehne, welche distal von der

Insertionssehne des Latissimus zum langen Kopf des Triceps zieht. Von ihr war bei der Beschreibung des Latissimus die Rede. Diese lange Ursprungssehne des Triceps entspringt an der dorsalen Seite der lateralen Ecke desjenigen Teiles des Coracoids, der sich mit dem Sternum gelenkig verbindet, sowie von einer Sehnenplatte, die eben von dem Sehnenstreif entspringt, an den der Costocoracoideus Mivarts oder, richtiger, Costoscapularis herantritt. Der Muskel wird von dem Nerv 5 (s. das Bild des Nervenplexus) versorgt, der von einer langen Schlinge abzweigt, die den 9. und 10. Spinalnerv verbindet.

Den Sternocoracoid Mivarts will ich übergehen, da er mit meinem Thema nichts zu tun hat und nur erwähnen, dass Mivart einen Internal und External Sternocoracoid unterscheidet. Fürbringer unterscheidet einen Sternocoracoideus internus superficialis und profundus. Der Superficialis entspricht dem External sternocoracoid Mivarts und der Profundus dem Internal. —

Die konkave, dem Thorax zugewendete Fläche der Scapula und des Coracoids wird zum grossen Teil von zwei Muskeln eingenommen, die bei Iguana durch das von Fürbringer und Osawa mit dem Namen Ligamentum sternoscapulare internum bezeichnete, oben erwähnte Band voneinander getrennt sind, während ihre Insertionen miteinander verschmolzen sind. Offenbar wegen der gemeinsamen Insertion hat Mivart beide Muskeln als einen einzigen aufgefasst, den er Subscapularis nannte. Bei Uromastix sind aber die Insertionen deutlich voneinander getrennt und es kann daher kaum zweifelhaft sein, dass Fürbringer und Osawa recht haben, wenn sie an Stelle des einfachen von Mivart beschriebenen Muskels zwei unterscheiden. Übrigens hat schon Mivart an dem Muskel zwei Portionen unterschieden, die eben nichts anderes als die zwei Muskeln Fürbringers und Osawas sind. Den mehr ventral gelegenen, grösseren der beiden Muskeln

bezeichne ich als Subscapularis, den mehr dorsal gelegenen als Teres major. Der erstere ist der Subscapulo coraco-brachialis Osawas oder Subcoracoscapularis Fürbringers, der letztere der Subscapulo-humeralis posterior s. Teres major Fürbringers.

Der Subscapularis entspringt zum grösseren Teil vom Coracoid und nur zum kleineren von der Scapula und würde daher richtiger Subcoracoideus heissen. Da er mir aber sicher dem Subscapularis der Säugetiere zu entsprechen scheint, ziehe ich den ersteren Namen vor. Er entspringt nicht bloss von der Hauptplatte und den beiden nach vorn gerichteten Spangen des Coracoids und von den beiden dem Coracoid zuzurechnenden Öffnungen bzw. den sie verschliessenden Membranen (Fenestra coracoidea anterior und posterior Fürbringer), sondern auch von den die Fenestra coracoscapularis und Fenestra scapularis verschliessenden Membranen. Sein Ursprung reicht dorsalwärts bis an den vorderen Rand der Hauptplatte des Scapulare und bis in die Nähe der Tuberositas acromialis.

Der sich an ihn anschliessende, durch das Ligt. sternoscapulare internum von ihm getrennte Teres major (7, Fig. C) entspringt bei Iguana von der Innenfläche der Hauptplatte des Scapulare und einem Teil des verkalkten Suprascapulare, sowie vom hinteren Rande der Scapula. Beide Muskeln ziehen unter der Sehne, die vom Coracoid zum langen Kopf des Triceps zieht, hindurch und inserieren sich am Tuberculum minus humeri und der Gelenkkapsel. Bei Uromastix greift der Ursprung des Teres major weit auf die äussere, konvexe Fläche des Scapulare über und der Muskel schliesst sich infolgedessen hier unmittelbar an den Scapulohumeralis (Infraspinatus Mivarts) an.

Teres major und Subscapularis werden von Nerven versorgt, die aus dem proximalen Teil der ventralen Plexusschichte kommen (Nerv 12 u. 13). —

Dem Gesagten zufolge haben wir also bei Iguana folgende fünf Schultermuskeln zu unterscheiden: 1. Deltoideus (von Fürbringer und Osawa in zwei Muskeln geteilt: Cleidohumeralis s. Deltoideus clavicularis s. inferior Fürbringer und Dorsalis scapulae s. Deltoideus scapularis s. superior Fürbringer), 2. Coracohumeralis (Supracoracoideus Fürbringer), 3. Scapulohumeralis (Scapulohumeralis profundus Fürbringer), 4. Subscapularis (Subcoracoscapularis Fürbringer) und 5. Teres major (Scapulohumeralis posterior Fürbringer). Hinsichtlich der Homologie des Deltoideus von Iguana mit dem gleichnamigen Muskel der Säugetiere kann kein Zweifel bestehen. Ebenso sicher ist wohl die Deutung des Teres major, den schon Cuvier, Meckel und Stannius für ein Homologon des gleichnamigen Muskels der Säugetiere gehalten haben. Ein Teres minor fehlt, wie gesagt, und dürfte in einem Teil der Portio scapularis des Deltoideus zu suchen sein. Als sehr wahrscheinlich kann auch die Homologie des Subscapularis mit dem Subscapularis der Säugetiere gelten, weshalb ich für diesen Muskel den gleichen Namen gewählt habe. Vielleicht als etwas weniger sicher erscheint die von Mivart betonte Homologie des Scapulohumeralis mit dem Infraspinatus; auf jeden Fall darf sie als wahrscheinlich bezeichnet werden. Am schwierigsten dürfte die Deutung des Coracohumeralis sein; seine Lage zum Scapulohumeralis und seine sonstigen topographischen Beziehungen lassen es möglich erscheinen, dass er ein Homologon des Supraspinatus sei. —

Von diesen Muskeln wird der Deltoideus aus der proximalen Hälfte der dorsalen Plexusschichte (Nerv 2, Fig. 1, Taf. XXII) versorgt, während zum Coracohumeralis, Subscapularis und Teres major Nerven aus dem vorderen Teil der ventralen Plexusschichte kommen (die Nerven 14, 13 u. 12). Der Nerv des Scapulohumeralis aber (Nerv 6) kommt aus einem Stamm (R $1^1$), der wohl zweifellos der Hauptmasse



Verlag v. J.F. Bergmann Wiesbaden

nach aus dorsalen Fasern besteht und der zweifellos mit viel mehr Recht der dorsalen, als der ventralen Plexusschicht zugerechnet werden muss. Schon aus dieser eigentümlichen Art der Innervation geht hervor, dass zur Bestimmung der Muskelhomologien die Beziehungen zu den Nerven und den Plexusschichten nicht zu verwenden sind. Derartigen Beispielen werden wir noch in grosser Zahl begegnen. — Hinsichtlich der Homologien der Rumpfarmmuskeln, nämlich des Pectoralis von Iguana mit dem Pectoralis major und des Latissimus mit dem gleichnamigen Muskel der Säugetiere, kann wohl kein Zweifel bestehen. Ob die Nerven des Pectoralis (4, Fig. 1, Taf. XXII) der dorsalen oder ventralen Plexusschichte angehören, lässt sich aus dem anatomischen Verhalten nicht erkennen, so sehr man natürlich geneigt ist, sie der ventralen Plexusschichte zuzuteilen. Die Nerven des Latissimus (3, Fig. 1, Taf. XXII) gehen zweifellos aus Teilen der dorsalen Plexusschichte hervor. —

Schwierig ist die Frage nach der Homologie der Rumpfschultermuskeln. Zwar wird man über die Homologie des Trapezius mit dem gleichnamigen Muskel der Säugetiere nicht einen Augenblick im Zweifel sein können; zeigen doch beide die gleichen, typischen Lagebeziehungen. Dagegen sind die Homologien des Serratus, Rhomboideus und Levator scapulae nur mit grosser Einschränkung anzugeben. Die Innervation hilft uns auch hier nicht über die Schwierigkeiten hinweg; denn wir sind z. B. ganz ausserstande, zu sagen, ob der Nerv 1, der den Serratus versorgt, der dorsalen oder ventralen Plexusschichte zuzusprechen sei. Was den Costo- und Sternocoracoideus betrifft, so ist auch da nicht sicher zu sagen, welchen Muskeln der Säugetiere sie entsprechen. Wahrscheinlich steckt in ihnen, vor allem im oder in den Sternocoracoidei der Pectoralis minor, der bei allen höheren Säuge-

tieren im Zusammenhang mit dem Rudimentärwerden oder Schwinden des Coracoids ein verhältnismässig schwacher Muskel geworden ist.

## Armmuskeln.

### A. Beugemuskeln.

Coracobrachialis (8, Fig. A, Taf. XVIII). Ich unterscheide am Coracobrachialis, ähnlich, aber nicht ganz in Übereinstimmung mit Wood und Mivart, einen Coracobrachialis longus und brevis, die beide am Ursprung zusammenhängen, aber an ihren Insertionen weit voneinander getrennt sind. Der Coracobrachialis longus, den auch Fürbringer als solchen bezeichnet, entspringt zum Teil fleischig, zum Teil langsehnig von der hinteren Ecke des Coracoids und ist hier mit dem Coracobrachialis brevis verschmolzen. Er zieht an der medialen Seite des Oberarmes als ein ziemlich schmaler, aber überall gleichmässig dicker Muskel zum distalen Ende des Humerus, wo er sich am und dicht oberhalb des medialen Condyls inseriert. Er ist in der ganzen Länge vom Biceps getrennt. — Der Coracobrachialis brevis entspringt in grosser Ausdehnung von der äusseren Fläche des Coracoids, ist am Ursprung mit dem Biceps, dessen Sehnenfasern ihn hier zum Teil decken, verwachsen und inseriert sich breit an der ganzen oberen Hälfte des Humerus bis zu dessen Mitte herab. Oben grenzt seine Insertion an die des Coracohumeralis und Pectoralis, unten an den Ursprung des Brachialis. Zwischen Coracobrachialis longus und brevis besteht bei Iguana ein mächtiger Schlitz, durch den der Nervus mediano-radialis (s. darüber weiter unten) hindurchtritt. Dieser Schlitz besteht auch bei Uromastix, aber hier schliessen sich die beiden Portionen des Coracobrachialis, der im übrigen ganz ähnlichen Ursprung hat, wie bei Iguana, so unmittelbar aneinander an, dass es kaum

angeht, den Muskel in zwei Teile zu sondern und beide mit besonderen Namen zu bezeichnen.

Ich halte den Coracobrachialis brevis für homolog dem proximalen Teil des Coracobrachialis der Säugetiere und speziell des Menschen, also demjenigen Teile des Muskels, der proximal von der Durchtrittsstelle des N. musculocutaneus gelegen ist, den Coracobrachialis longus dagegen für das Homologon des distalen Teiles jenes Coracobrachialis. Nur reicht dieser bei weitem nicht mehr so weit distalwärts, wie bei Iguana und Uromastix.

Der Coracobrachialis brevis wird von einem schwachen Ast des N. crassus (s. unten) versorgt, der Coracobrachialis longus von einem Ast des Mediano-radialis.

Biceps (9, Fig. A, Taf. XVIII) (Coracobrachialis Fürbringer). Der Muskel entspringt einköpfig, wie schon Mivart angegeben hat, vom Coracoid, und zwar sowohl von dessen solider Platte, als auch von seiner ersten ventralen Spange und der die Fenestra coracoidea posterior (Fürbringer) verschliessenden Membran; ferner von der die Fenestra nach vorn abschliessenden Knorpelspange. Er deckt, wie gesagt, den Coracobrachialis brevis, mit dem er verschmolzen ist und besitzt hier eine flächenhafte Zwischensehne. Darauf zieht er parallel mit dem Coracobrachialis longus nach abwärts und verschmilzt ungefähr in der Mitte des Oberarmes mit dem Brachialis, mit dem er gemeinsame Insertion hat. In der Mitte des Oberarmes liegt der N. mediano-radialis zwischen ihm und dem Coracobrachialis longus. Dieser Nerv besorgt auch die Innervation.

Da der Muskel, wie gesagt, einköpfig entspringt, passt der Name Biceps nicht für ihn; derselbe wird jedoch durch die wohl zweifellose Homologie mit dem Biceps der Säugetiere gerechtfertigt. Dieser letztere Muskel mag wohl ursprünglich auch einköpfig entsprungen, später aber am Ursprung

in zwei Köpfe geteilt worden sein. Dabei ist zu bedenken, dass bei den Säugetieren beide Köpfe des Biceps vom Coracoid entspringen, der eine von der Wurzel, der andere vom Ende und dass der letztere, wie bei den Sauriern, mit dem Coracobrachialis verschmolzen ist.

Brachialis (10, Fig. A u. C, Taf. XVIII). Entspringt vom Oberarm in dessen ganzen Länge. Oben reicht der Ursprung bis an die laterale Fläche des Tuberculum majus humeri und wird hier von den Insertionen des Pectoralis, Coracohumeralis und Deltoideus begrenzt. Er ist in der oberen Hälfte des Oberarmes mit dem lateralen Kopf des Triceps verbunden und verschmilzt, wie gesagt, in der Mitte des Oberarmes mit dem Biceps. Aus dem gemeinsamen Muskelbauch geht eine sehr kräftige Sehne hervor, die sich an den proximalen Enden der Beugeseite beider Vorderarmknochen, also sowohl des Radius, als der Ulna, inseriert. Dabei aber lassen sich, wie schon Mivart hervorgehoben hat, die Sehnenfasern des Brachialis ganz oder fast ganz zum Radius, nicht zur Ulna, verfolgen. Innerviert wird der Muskel vom Mediano-radialis.

Mivart nennt den Muskel Brachialis anticus, beschreibt ihn aber wesentlich so, wie ich. Bei Hatteria und vielleicht auch bei manchen Eidechsen scheint er in zwei Portionen geteilt zu sein; nur so kann ich wenigstens die Angabe Osawas verstehen, dass bei Hatteria ein M. humero-antibrachialis medialis (= inferior Fürbringer) und lateralis vorhanden sei.

### B. Streckmuskeln.

Triceps brachii (11, Fig. A, B u. C, Taf. XVIII) (Anconaeus Fürbringer). Ich unterscheide an diesem Muskel drei, nicht vier Köpfe, wie Mivart und Fürbringer, nämlich ein Caput longum, laterale und mediale, von denen allerdings das erstere ein sehr kompliziertes Verhalten zeigt.

a) Caput longum (11 a, Fig. B u. C). Die Hauptmasse des Caput longum verhält sich genau so, wie der gleichnamige Tricepskopf des Menschen. Sie entspringt vom hinteren Rande des Scapulare, dorsal von der Pfanne für den Humeruskopf, sowie auch von einem breiten Sehnenstreif, der vom Tuberculum minus humeri entspringt, über den M. scapulohumeralis (Infraspinatus) hinüberzieht und sich an den hinteren Schulterblattrand ansetzt. Von diesem Sehnenstreif zieht ein breites glänzendes Band an der medialen Fläche des langen Kopfes nach abwärts, um alsbald mit diesem zu verschmelzen. Vielleicht kann man den Sachverhalt noch besser in der Weise zum Ausdruck bringen, dass man sagt, von einem sehnigen Ligament, das vom Tub. minus zum lateralen Schulterblattrand zieht, geht eine breite Sehne aus, die sich mit dem langen Kopf des Triceps an dessen medialer Seite vereinigt. (Dieses Ligament und der sich von ihm abzweigende Sehnenstreif sind in Fig. C zu sehen.) — Das Verhalten des langen Kopfes des Triceps wird nun aber noch weiters dadurch kompliziert, dass noch ein zweiter Sehnenstreif zu ihm nach abwärts zieht, der von dem eigentlichen langen Kopf durch die Insertion des Latissimus getrennt ist und medial von dieser nach abwärts zieht. (Diese Sehne ist auf Fig. B bei × zu sehen.) Sie schliesst mit dem langen Kopf einen Schlitz ein, den die Sehne des Latissimus und medial davon der Nerv 8 (vgl. später) zum Durchtritt benützen. —

Die mit × bezeichnete Ursprungssehne wurde schon von Mivart gesehen und als internal long head des Triceps beschrieben; den mit 11 a bezeichneten Kopf, den ich allein als Caput longum gelten lassen kann, bezeichnete Mivart dagegen als external long head. Von diesem sagte er zugleich, dass er dem gewöhnlichen langen Kopf des Triceps zu entsprechen „scheine“; dazu möchte ich nur bemerken, dass die Homologie des Kopfes 11 a mit dem langen Tricepskopf der

Säugetiere wohl kaum zu bezweifeln sein dürfte. Wie dieser zieht auch der Kopf 11 a so vom lateralen Schulterblattrand distalwärts, dass der Teres major nach vorn von ihm zu liegen kommt; da ein Teres minor nicht existiert, so muss der Muskel zwischen Scapulohumeralis (= Infraspinatus) und Teres major hindurchlaufen. — Die mit × bezeichnete Ursprungssehne, die, wie gesagt, von Mivart als internal long head des Triceps bezeichnet wird, teilt sich oben in zwei Schenkel, die in der früher beschriebenen Weise mit dem Ligamentum sternoscapulare internum zusammenhängen. Von diesem Verhalten ist auf den Figuren nichts zu sehen. — Endlich mag noch erwähnt sein, dass sich von der Sehne des Latissimus dorsi ein Bündel zum langen Kopf des Triceps abzweigt. — b) Caput laterale (Fig. A, B u. C, 11 b). Dieses entspringt von der ganzen Länge des Oberarmes, vom Tuberculum minus angefangen, unten auch noch von einem zu den radialen Muskeln ziehenden Sehnenstreif. Oben ist der Muskel, wie erwähnt, mit dem Brachialis verbunden. — c) Das Caput mediale (11 c, Fig. B) entspringt in ähnlicher Ausdehnung von der medialen Fläche des Humerus. Alle drei Köpfe vereinigen sich ungefähr in der Mitte des Oberarmes (das Caput laterale mit dem longum etwas früher, als dieses mit dem Caput mediale) zu einer Masse und diese tritt an das Olecranon heran, wo in die Sehne ein Sesamknorpel (Ellenscheibe) eingeschlossen ist. — Der Triceps wird vom Nerv 8, den man als Radialis des Oberarmes bezeichnen könnte (s. u.), versorgt.

Osawa unterscheidet am Triceps von Hatteria ausser einem Caput scapulare, humerale laterale und humerale mediale noch ein Caput coracoideum. Ein solches ist weder bei Iguana, noch auch bei Uromastix vorhanden.

## Vorderarmmuskeln.

### A. Beugeseite.

Die Beugemuskeln des Vorderarmes entspringen zum Teil vom Epicondylus ulnaris s. medialis, zum Teil unterhalb desselben, aber gleichfalls vom Humerus, zum Teil endlich von der Ulna. — Vom Epicondylus ulnaris kommt zunächst der Pronator teres (12, Fig. A u. D, Taf. XVIII) (Flexor antibrachii radialis Ribbing und Eisler), dessen Ursprungssehne fast vollständig vom folgenden Muskel bedeckt wird. Diese erstreckt sich fast bis zur Hälfte des Muskels nach abwärts, lässt übrigens schon von oben an Muskelbündel an ihrer radialen Seite entspringen. Der Muskel inseriert sich an der Beugeseite der distalen Hälfte des Radius bis zum Handgelenk herab und ist am distalen Ende des Vorderarmes nicht vom Abductor carpi radialis (Supinator longus + Extens. carpi radial. aut.) zu trennen.

Unmittelbar neben und distalwärts vom Pronator teres entspringt vom Epicondylus medialis humeri ein gemeinsamer Muskelkopf (× D), aus welchem distalwärts der Flexor carpi radialis (13, A u. D), sowie zwei Bäuche des Flexor digitorum profundus s. longus (14, D) hervorgehen. Der Flexor carpi radialis besitzt eine breite, dünn entstehende, flache Endsehne, die an das Radiale carpi tritt und ausserdem ein Bündel an den Metacarpus des ersten Fingers schickt.

Von den zwei aus dem gemeinsamen Ursprungskopf hervorgehenden Muskelbäuchen geht der eine zu 14 a, der andere zu 14 b. Davon wird später die Rede sein.

Getrennt von 12 und dem Ursprungskopf × und unterhalb desselben entspringt vom Humerus, dicht neben der Gelenkfläche für die Ulna, noch der mit ×× bezeichnete Ursprungskopf (B u. D), der sich distalwärts in zwei Portionen teilt, von denen die eine in den Muskel 14 b übergeht, während

die andere sich in den Muskel 15 fortsetzt (Fig. D). Dieser Muskel 15 wird allgemein als Flexor carpi ulnaris bezeichnet, ein Name, den ich zunächst beibehalten will, obwohl der Muskel, wie ich zeigen werde, nicht ganz genau dem Muskel gleichen Namens der Säugetiere entspricht. Zu dem Muskel 15 zieht auch noch, von der ulnaren Seite des Olecranon kommend, der Ursprungskopf ××× (B u. D), sich alsbald mit ihm vereinigend. Ich bemerke nun aber sofort, dass das Caput ×××, das, wie gesagt, vom Olecranon entspringt, unmittelbar und ohne irgendwelche Grenze mit dem Caput ×××× (B), das von der hinteren Fläche des Epicondylus radialis humeri entspringt, zusammenhängt. Nur wird der aus dem Caput ×××× entspringende Teil des Muskels gewöhnlich als Extensor carpi ulnaris bezeichnet. Wie aus der Fig. B zu ersehen ist, zieht ein Arcus tendineus, der von der hinteren Seite des Epicondylus radialis humeri entspringt und an die ulnare Seite des Olecranon tritt, um das Olecranon herum. Die ulnare Seite des Vorderarmes wird also gewissermassen von einer gemeinsamen Muskelmasse umhüllt, die man als Abductor carpi ulnaris bezeichnen kann, die man aber gewöhnlich aus zwei Muskeln, nämlich dem Flexor carpi ulnaris und dem Extensor carpi ulnaris bestehen lässt. Diese Muskelmasse, der Abductor carpi ulnaris, wird vom Ursprung an bis weit unter die Mitte des Vorderarmes herab, von einer aponeurotischen Ausbreitung der Ursprungssehne bedeckt. Der dem Flexor carpi ulnaris entsprechende Teil dieses Abductor carpi ulnaris (15) geht in eine Sehne über, die zum grössten Teil ans Pisiforme tritt. Ein Teil der Sehne aber, und darauf lege ich aus einem später zu erörternden Grunde grosses Gewicht, strahlt in die den Flexor palmaris (29, Fig. D) bedeckende, dünne Aponeurosis palmaris aus und geht ausserdem mit sehr derben Fasern in das Ligamentum carpi transversum über, das nach der radialen Seite des Carpus zieht,

aber zum Teil von den kurzen Muskeln des Daumens bedeckt wird.

Noch ist ein kleiner Muskel (16, B u. D) zu erwähnen, der gemeinsam mit ×× entspringt und in fast querem Verlauf unterhalb des Olecranons an die Ulna tritt. Ich halte den Muskel für eine Art Differenzierungsprodukt des Flexor carpi ulnaris. Welche Wirkung er hat, ist schwer zu sagen. Es scheint, dass bei den Eidechsen die Ulna in geringer Ausdehnung um ihre Achse drehbar ist, wie dies bekanntlich von Heiberg auch einmal für die Ulna des Menschen angegeben wurde; und dann müsste der genannte Muskel die Ulna radialwärts drehen.

Der Flexor digitorum profundus aut. s. longus ist distal in zwei Portionen geteilt (14 a u. b, Fig. D, Taf. XVIII, und G, Taf. XIX). Der radiale Teil (a) setzt sich aus zwei, aus dem Caput × stammenden Köpfen zusammen, sowie aus einem fast von der ganzen Länge der Ulna entspringenden Kopf. Der letztere liegt in der Tiefe, die beiden ersteren an der Oberfläche. Der ulnare Teil (b) setzt sich aus einem oberflächlichen, von ×× kommenden, also gemeinsam mit dem Flexor carpi ulnaris entspringenden und einem aus der Tiefe, und zwar gleichfalls von der Ulna entspringenden Kopf zusammen. Von dem Verhalten des Muskels in der Vola wird später die Rede sein.

Unter den genannten Muskeln liegt in der ganzen Ausdehnung der Beugeseite des Vorderarmes ein mächtiger Pronator, der allgemein als Pronator quadratus bezeichnet wird, wenn auch dieser Name seiner Form durchaus nicht entspricht. Viel besser ist der Name Pronator profundus, den unlängst Ribbing für diesen Muskel vorgeschlagen hat. Der proximalste Teil des Muskels, der in Fig. A bei 17 zu sehen ist, wo er sich an der radialen Seite des Pronator teres an die Oberfläche drängt, entspringt noch vom medialen Condyl

des Humerus, neben, aber getrennt vom Caput ×× der Fig. D. Er wird in dieser Ansicht (Fig. D) vom Caput × und dem Ursprung des Pronator teres bedeckt. Dieser proximalste Teil entspricht dem Pronator accessorius Mivarts. Er ist aber, wenn auch durch seinen Ursprung, so doch nicht durch seine Insertion vom übrigen, grösseren Teil des Pronator profundus getrennt. Der weitaus grösste Teil des Muskels entspringt von der Beugeseite der Ulna und zieht in sehr schiefer Richtung hinunter zum Radius. Dabei ist er von seinem Ursprung an von einer flachen, einer Aponeurose ähnlichen Sehne bedeckt.

Von der Innervation der Beugemuskeln des Vorderarmes wird später die Rede sein.

**B. Streckseite.**

An der Streckseite des Vorderarmes unterscheide ich drei lange, oberflächliche und zwei kurze, tiefe Muskeln. Die oberflächlichen will ich als Abductor antibrachii radialis, Extensor digitorum communis und Extensor carpi ulnaris bezeichnen. Der letztere ist, wie schon gesagt, nach der Beugeseite zu mit dem Flexor carpi ulnaris untrennbar verbunden und stellt mit diesem zusammen einen Abductor carpi ulnaris dar.

Der Abductor antibrachii radialis (18, Fig. A u. D, Taf. XVIII), den man vielleicht auch als Supinator communis bezeichnen könnte, entspricht der gesamten radialen Muskelgruppe der Säugetiere, also dem Brachioradialis, Extensor carpi radialis longus und brevis und dem Supinator. Eine Trennung dieser Muskelmasse in einzelne Muskelindividuen ist nur in sehr beschränktem Sinn vorhanden, indem in den oberen zwei Dritteln des Vorderarmes eine tiefe Furche von der Oberfläche her in die gemeinsame Muskelmasse einschneidet, ohne sie aber vollständig zu teilen. Diese Muskelmasse entspringt gemeinsam mit dem Extensor digitorum communis longus von und über dem Epicondylus radialis und

hängt am Ursprung zum Teil mit dem lateralen Tricepskopf zusammen. Sie inseriert sich fast in der ganzen Länge des Radius — nur etwa das obere Fünftel des Knochens ist ausgenommen — bis an sein distales Ende und hüllt den Knochen von der radialen und dorsalen Seite her völlig ein. Dabei treten die oberen Fasern weniger schräg an den Knochen heran, als die folgenden. Wie schon erwähnt, ist der Muskel am unteren Ende des Vorderarmes, etwa an seinem unteren Drittel, vom Pronator teres nicht zu trennen. — Die Wirkung des Muskels dürfte einerseits Supination, andererseits aber wohl auch radiale Abduktion im Ellbogengelenk sein. Denn, wie schon vor langer Zeit Hultkrantz gezeigt hat, lässt das Ellbogengelenk der Saurier nicht bloss Beugung und Streckung, sondern auch Abduktion nach der radialen und ulnaren Seite zu. — Da sehnige Fasern am Radialrand des Carpus vom Radius zum ersten Metacarpale laufen, so ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass der Muskel auch die Hand nach der radialen Seite zu abduzieren vermag. Mit grösserer Wahrscheinlichkeit aber sind diese Fasern als Seitenband des Gelenkes aufzufassen. Jedenfalls hat der Muskel noch keine Insertion an der Hand gefunden, sondern zieht bloss über das Ellbogengelenk hinweg. Die Beziehungen zur Hand, wie sie in den Insertionen der beiden Extensores carpi radiales bei den Säugetieren zum Ausdruck kommen, müssen also gewissermassen als sekundäre angesehen werden.

Extensor digitorum communis longus (19, Fig. E). Dieser Muskel zeigt ein sehr eigentümliches Verhalten, das, ohne auf den Extensor digitorum brevis einzugehen, nicht darzustellen ist. Der Muskel entspringt gemeinsam mit dem vorigen (18) vom Humerus und trennt sich erst ungefähr in der Mitte des Vorderarms von demselben. Er teilt sich in drei Portionen (a, b und c), deren jede eine Sehne

hervorgehen lässt. Die Sehne der Portion a schickt von ihrer unteren Seite Fasern an die Basis des zweiten Metacarpale, die sich hier inserieren. Ein Teil der Sehne aber — und nur dieser ist in Fig. E zu sehen — setzt sich distalwärts fort und lässt aus sich zwei kleine Muskelbäuche hervorgehen, von denen der radiale zum Rücken des zweiten Fingers zieht, während der ulnare mit dem eigenen kurzen Extensor des dritten Fingers (24) sich verbindet, um dann auf dem Rücken des dritten Fingers weiterzuziehen. — Die zweite Portion (b) ist die stärkste und lässt eine entsprechend starke und breite Sehne hervorgehen, von der zunächst wieder Fasern an die Basis des dritten Metacarpale treten und aus der dann wieder zwei Muskelbäuche entspringen, von denen der radiale wieder selbständig auf den Rücken des dritten Fingers zieht, während sich der ulnare mit dem langen, aber dünnen eigenen Extensor des vierten Fingers (25) verbindet, um gemeinsam mit ihm zum Rücken des vierten Fingers zu ziehen. — Die schwache dritte Portion des Extensor digitorum communis longus (c) löst sich schon etwas höher oben von der gemeinsamen Muskelmasse ab und geht in eine Sehne über, die sich zum grossen Teil an der Basis des vierten Metacarpale ansetzt, zum Teil aber auch distalwärts weiterläuft und einen kleinen Muskel aus sich hervorgehen lässt, der auf den Rücken des fünften Fingers zieht. Ulnarwärts von der Sehne der Portion c und dem daraus hervorgehenden Muskel liegt der sehr kräftige Extensor proprius der fünften Zehe (26). An der ulnaren Seite des Metacarpus des vierten Fingers liegt ein kurzer Muskel, der direkt vom Knochen entspringt, also nicht aus der Sehne der Portion c hervorgeht, wie die entsprechenden kleinen Muskeln des zweiten und dritten Fingers, und auf den Rücken des vierten Fingers zieht. — Nebenbei bemerkt, ist dieses eigentümliche Verhalten des Extensor digitorum communis longus und sein Verhalten

zu der Muskulatur des Dorsum manus von allen bisherigen Untersuchern übersehen worden.

Der dritte, sehr kräftige Muskel an der Streckseite des Vorderarmes wird von allen Autoren als Extensor carpi ulnaris bezeichnet (20, Fig. B u. E). Er ist aber, wie bereits bemerkt wurde, durchaus nicht vom Flexor carpi ulnaris zu trennen, sondern bildet vielmehr zusammen mit diesem eine mächtige Muskelmasse, die die Ulna fast ganz einhüllt, eine Muskelmasse, die man als Abductor carpi ulnaris bezeichnen kann. Der hier in Betracht kommende Teil dieses Abductor entspringt getrennt vom gemeinsamen Ursprungskopf der Muskeln 18 und 19 und hinter denselben vom Humerus. Der Ursprung geht dann auf einen Sehnenbogen über, der das Olecranon umgreift und zum Flexor carpi ulnaris hinüberführt. Die Aussenfläche des Muskels ist bis über die Mitte des Vorderarms herab von einer aponeurotischen Sehne (Ursprungssehne) bedeckt. Der dorsalste Teil der Insertionssehne des Muskels (× Fig. E) zieht als ein ziemlich schmaler Strang direkt nach abwärts zur Basis des fünften Metacarpale. Auf den übrigen Teil der Sehne (bei 27, Fig. E) ist ein Muskel aufgelagert, der volarwärts in den Abductor digiti V übergeht (vgl. Fig. H, Taf. XIX).

Der Abductor pollicis longus (21, Fig. E) ist ein sehr kräftiger, dreieckiger Muskel, der von der dorsalen Fläche der unteren Hälfte der Ulna entspringt, grösstenteils vom Extensor digitorum communis longus bedeckt wird und am radialen Rande dieses Muskels zum Vorschein kommt. Er setzt sich an der Basis des Metacarpus des Daumens an und zieht mit einem Teil seiner Fasern bis gegen die Grundphalange dieses Fingers.

Unmittelbar neben und distalwärts von ihm liegt der sehr viel schwächere Extensor pollicis (22), dessen Ursprung nicht auf den Vorderarm nach aufwärts reicht. Der Muskel

kommt vielmehr von der dorsalen Seite des Carpus, vor allem vom Rücken des Ulnare, und zieht zur Grundphalange des Daumens, hier in eine, diesen deckende Dorsalaponeurose übergehend. Auch dieser Muskel kommt unter dem Extensor digitorum communis longus hervor. Das Verhalten der Muskeln 21 und 22 zu den Muskeln 18 und 19 ist also dasselbe, wie das der korrespondierenden Muskeln der Säugetiere.

Über den Rücken der Handwurzel zieht als verstärkter Teil der Fascie des Vorderarmes ein queres Band von der radialen nach der ulnaren Seite, das namentlich am Radius innig befestigt ist und unter dem die Sehnen des Extens. digit. long. zum Handrücken laufen (Ligam. carpi transvers. dorsale, nicht gezeichnet).

Die eigenen Strecker des zweiten bis fünften Fingers (23 bis 26), die zusammen als Extensor digit. communis brevis bezeichnet werden mögen, stellen vier schlanke Muskelchen dar, die sämtlich von der dorsalen Fläche des Ulnare den Ursprung nehmen und von hier fächerförmig zum 2. bis 5. Finger ziehen. Sie werden zum Teil vom Extensor digit. comm. longus bedeckt. Wie sie sich am Rücken der Mittelhand zu den kleinen akzessorischen Muskeln, die aus den drei Sehnen des Extensor digit. comm. long. hervorgehen, verhalten, wurde bereits gesagt. Weitaus der kräftigste dieser vier Muskeln ist der für den fünften Finger bestimmte (26). — Über den Rücken der Finger ziehen breite, kräftige, glänzende Sehnen bis zur Basis der Endphalangen, die sich fest mit den Kapseln der Interphalangealgelenke und auch mit den Basen der einzelnen Phalangen verbinden. Dorsalaponeurosen kann man diese Sehnen kaum nennen, wie sich auch an ihnen nicht einzelne Stränge unterscheiden lassen. —

Mivart hat den Abductor radialis (18) als Supinator longus, den Extensor digitorum communis longus als Extensor carpi radialis beschrieben. Letztere Auffassung ist zweifellos

unrichtig, wie u. a. schon aus der Lage dieses Muskels zu dem Abductor pollicis longus und Extensor pollicis, auf die schon früher hingewiesen wurde, hervorgeht. Die Beziehungen der Sehnen des Extensor digit. comm. long. zu den kurzen akzessorischen Streckmuskeln der Hand hat Mivart ganz übersehen. Als Extensor digitorum communis schlechtweg bezeichnet er den Extensor digitorum communis brevis (23—26). Von den beiden Streckmuskeln des Daumens beschreibt er bloss den Abductor pollicis longus, und zwar unter dem Namen Extensor ossis metacarpi pollicis. Den Extensor pollicis (22) scheint er, ohne aber darüber genauere Angaben zu machen, dem Ext. digit. comm. (brev.) zugerechnet zu haben. Von der Innervation dieser Muskeln wird später die Rede sein.

## Muskeln der Vola manus.

Die oberflächlichen Muskeln der Vola sind auf Fig. D, Taf. XVIII abgebildet. Wir sehen da zwei Randmuskeln (27 u. 28) und einen, weitaus den grössten Teil der Vola einnehmenden mittleren Muskel (29). Die Randmuskeln sind: der Abductor digiti V (27), von dem bereits die Rede war, und der Abductor pollicis brevis (28). Der Abductor digiti V entspringt zum Teil vom Pisiforme und von der Oberfläche der Sehne des Abductor carpi ulnaris, zum Teil auch von der Palmaraponeurose und dem Ligamentum carpi transversum. Er inseriert sich an der ulnaren Seite der Basis der Grundphalange des fünften Fingers.

Der Abductor pollicis brevis (28) ist ein schwacher Muskel, der im Anschluss an die Insertion des Flexor carpi radialis (13) vom Radiale entspringt und an die Basis der Grundphalange des Daumens zieht.

Flexor palmaris = Flexor digitorum sublimis der Autoren (29, Fig. D, Taf. XVIII u. F, Taf. XIX). Ein sehr kräftiger, wulstiger Muskel, der zum grössten

Teil vom Ligamentum carpi transversum entspringt und über den sich in seiner proximalen Hälfte die Aponeurosis palmaris ausbreitet, die vom radialen Rand des Flexor carpi ulnaris (aut.) (15) ausstrahlt. Die Aponeurose ist dabei so fest mit dem Muskel verschmolzen, dass sie sich ohne Verletzung desselben nicht von ihm abpräparieren lässt. Man kann daher sagen, dass der Muskel zugleich von der oberen (d. h. der den Knochen der Mittelhand zugewendeten) Seite dieser Aponeurose den Ursprung nimmt. Distalwärts reicht der Muskel am dritten Finger am weitesten, proximalwärts erstrecken sich die Daumen- und Kleinfingerportion weiter hinauf. Der Muskel zerfällt in fünf, an ihren Ursprüngen fest miteinander verbundenen Portionen (α—ε). Die Daumenportion (α) läuft in zwei Zipfel aus, zwischen denen die Longussehne hindurchtritt. Die beiden Zipfel inserieren sich an der Basis der Grundphalange. — Die zweite Portion (β) besteht aus einem sehr schwachen radialen und einem kräftigen ulnaren Zipfel und lässt zwei schlanke Sehnen hervorgehen, die zu den Seiten der Longussehne gelegen sind und sich bald, indem sie einen Schlitz für diese Sehne umfassen, dorsal von derselben verbinden. Die aus dieser Verbindung hervorgehende einfache Sehne inseriert sich an der Basis der zweiten Phalange. Sie ist, wie gesagt, dorsal von der Longussehne gelegen, wird also von ihr bedeckt und kann daher auf Fig. D nicht gesehen werden. Ein Schema ihres Verhaltens gibt Fig. F, Taf. XIX. — Die dritte oder Mittelfingerportion (γ) ist die längste und lässt zwei kräftige, abgerundete Zipfel hervorgehen, von denen wieder zwei sehr zarte Sehnen entspringen, die sich nach kurzem Verlauf dorsal von der Longussehne vereinigen, um sich an der Basis der zweiten Phalange zu inserieren. Diese Sehnen fassen also wieder einen Schlitz zwischen sich. Durch diesen Schlitz tritt








nun aber nicht bloss die Longussehne, sondern noch zwei sehr dünne, von der dorsalen Fläche der Mittelfingerportion entspringende Sehnen, die gleichfalls die Longussehne zwischen sich fassen, also gleichfalls einen Schlitz bilden, um sich sodann zu vereinigen und an der Basis der dritten Phalange zu inserieren (s. Fig. F). Die Mittelfingerportion findet also sowohl an der zweiten, als an der dritten Phalange eine Insertion. An der vierten Phalange aber inseriert die Longussehne, die die übrigen Sehnen an Stärke bei weitem übertrifft. — Die vierte Portion (δ) geht bloss in einen einfachen Zipfel über. Ihre Sehnen verhalten sich etwas anders wie die der Mittelfingerportion. Hier kann ich nur drei Sehnen finden (s. Fig. F), von denen zwei einen Schlitz zwischen sich fassen, der von der dritten und von der kräftigen Longussehne zum Durchtritt benutzt wird. Die erwähnte einfache Sehne inseriert sich an der Basis der vierten Phalange, die aus der Vereinigung der beiden anderen Palmarissehnen hervorgehende Sehne inseriert sich an der Basis der dritten Phalange. An der Basis der zweiten Phalange inserierte sich (an meinem Exemplar) keine Sehne, wohl aber zog ein Retinaculum von der zur dritten Phalange ziehenden Sehne dahin. — Die fünfte Portion (ε) ist sehr schwach, der Zipfel, in den sie ausläuft, schliesst sich sehr innig der vierten Portion an und die sehr dünne einfache Sehne, die aus diesem Zipfel entspringt, zieht zur Basis der zweiten Phalange (bei Iguana hat die fünfte Zehe nur drei Phalangen, nicht vier, wie bei anderen Formen).

Entfernt man den Flexor palmaris und das Ligamentum carpi transversum, so legt man die Sehne des Flexor digitorum communis longus mit ihren Verzweigungen bloss. Man erhält auf diese Weise das Bild der Fig. G, Taf. XIX. Dazu muss ich aber bemerken, dass ich auf dieser Figur nur den Flex. digit. comm. long. und die Lumbricales, ferner die fünf distalen

Zipfel des Flexor palmaris und endlich die Randmuskeln der Hand (Abductor pollicis brevis und Abductor digiti V) eingezeichnet habe, nicht aber die zwischen den Sehnen des Flexor longus zum Vorschein kommenden tiefen Muskeln, von denen unten die Rede sein wird. Diese wurden der Übersichtlichkeit wegen in der Zeichnung weggelassen.

Der Flexor digitorum communis longus (14, Fig. D u. G) (Flexor digit. profundus der Autoren) hat, wie ich, zum Teil rekapitulierend, bemerke, folgende Ursprünge: 1. zwei Ursprungsköpfe, welche von × (Fig. D) kommen und einen, welcher aus ×× stammt. Aus diesen drei Teilen setzt sich in der früher beschriebenen Art der Muskel 14 a und b zusammen. 2. Mit beiden Portionen (a u. b) vereinigt sich eine mächtige Ursprungsmasse, die von der Beugeseite der Ulna, fast in deren ganzen Länge, kommt. Diese ulnare Portion wird von den beiden oberflächlichen Portionen bedeckt und ist daher in der Zeichnung (D) nicht sichtbar. 3. An die ulnare Portion schliesst sich eine von der Volarfläche des Ulnare carpi sehnig entspringende, fast quer verlaufende Portion an. Die beiden oberflächlichen, humeralen Portionen a u. b, und die beiden tiefen Portionen, von denen die eine von der Ulna, die andere vom Ulnare kommt, gehen in eine gemeinsame, sehr breite, platte Sehne über, in die ein mächtiges Sesambein (Fig. G*) eingeschlossen ist. Distalwärts davon treten die fünf Sehnen ab, die divergierend zu den Endphalangen der Finger ziehen. Diese Longussehnen werden zusammen mit den beschriebenen feinen Palmarissehnen an der Beugeseite der Finger von kräftigen Ligamenta vaginalia festgehalten, in die quere Faserzüge als Ligamenta annularia eingewebt sind. An der palmaren Seite der zu den mittleren Fingern ziehenden Sehnen, sowie überhaupt an der Sehnenplatte, aus der die Einzelsehnen hervortreten, liegen einige kleine Muskelchen, von denen ich die oberflächlichen (Fig. G,

$la_1$—$la_4$) als Lumbricales sublimes oder accessorii bezeichnen will. Der erste von ihnen ($la_1$) liegt an der radialen Seite der dritten Longussehne und vereinigt sich mit der tiefen, radialen Palmarissehne. Der zweite ($_2$) ist ungemein schwach, liegt an der ulnaren Seite der dritten Longussehne und vereinigt sich mit der tiefen ulnaren Palmarissehne dieses Fingers. Der dritte ($la_3$) ist weitaus der stärkste, tritt an die radiale Seite der vierten Longussehne und vereinigt sich mit der tiefen Sehne der vierten Portion (δ) des Flexor palmaris. Der vierte endlich ($la_4$) ist wieder schwächer, liegt an der ulnaren Seite der vierten Longussehne und tritt an die ulnare Palmarissehne der vierten Portion. Dabei werden alle Sehnen durch in distaler Richtung verlaufende Retinacula an den Knochen festgehalten.

Wenn man nun die Sehne des Flexor digit. longus oberhalb des Sesambeines durchschneidet, die palmare, vom Ulnare carpi entspringende Portion des Muskels am Ursprung durchtrennt und das Ganze gegen die Finger zurückschlägt, so erhält man eine gute Übersicht über die von der dorsalen Seite der Sehnenplatte und der daraus hervorgehenden Einzelsehnen entspringenden Muskeln. Man bemerkt an der dorsalen Seite der drei mittleren Longussehnen einen flachen Muskel, der sich distal gegen die Basis des zweiten, dritten und vierten Fingers in mehrere Portionen teilt, die an den Basen der Grundphalangen der genannten Finger und wohl auch an den entsprechenden Gelenkkapseln zur Insertion kommen. Diese Muskeln bezeichne ich als Lumbricales profundi oder proprii. Sie sind, soweit sie, ohne dass die Longussehnen zurückgeschlagen werden, sichtbar sind, in Fig. G bei lp in sehr blassem Ton eingetragen.

Die tiefen Muskeln der Vola sind: Der Adductor pollicis (30, Fig. H), ein sehr kräftiger Muskel mit schief und gerade verlaufenden Fasern, der an der Volarseite des Carpus

entspringt und zur Basis der Grundphalange des Daumens zieht. Dann der *Adductor digiti V* (37), der wohl dem Interosseus volaris dieses Fingers beim Menschen entspricht, bei Iguana aber eine besondere Stellung einnimmt. Er besteht aus mehreren Portionen, von denen die längste und kräftigste sehnig zwischen den Ursprüngen des Adductor pollicis hervorkommt. Diese Portion zieht bis an die Basis der zweiten Phalange, während sich der übrige Teil des Muskels an der Basis der Grundphalange inseriert. Sie überkreuzt in schiefer Richtung die Ursprünge der meisten Interossei. Diese letzteren (31—36) sind so angeordnet, dass jedem der Finger, denen sie zugeteilt sind, ein radialer und ein ulnarer zukommt, also jedem ein Muskel, der den Finger nach der radialen, und einer, der ihn nach der ulnaren Seite bewegt. Alle sind schön gefiedert und setzen sich an den Basen der Grundphalangen an. Die Muskeln 31 und 33 sind tiefer gelegen als die übrigen. Nach der für die menschliche Anatomie gültigen Nomenklatur müsste man die Muskeln 31, 33, 34 und 36, welche die Finger von der Mittellinie der Hand, die man beim Menschen durch den dritten Finger legt, abduzieren, als Interossei dorsales, die Muskeln 32 und 35 als Interossei volares bezeichnen. Es ist schwer zu sagen, durch welchen Finger man bei einer Eidechse die Mittellinie legen soll, *am ehesten wohl durch den vierten*, der stets die grösste Zahl von Phalangen (5) besitzt und gewöhnlich, aber nicht immer, der längste ist. *Meiner Ansicht nach ist es aber am besten, überhaupt von einer Mittellinie abzusehen und zu sagen, jeder Finger besitze einen Abductor radialis und einen Abductor ulnaris.* Der Daumen ist insofern ausgenommen, als er zwei radiale Abductoren, einen longus und brevis, besitzt. Die Muskeln der Randfinger, des Daumens und Kleinfingers, sind, wie beim Menschen, die kräftigsten und zeigen zugleich die höchste Differenzierung.

Von der Innervation wird unten die Rede sein.

## Plexus brachialis und die aus ihm hervorgehenden Nerven.

(Vgl. dazu das Bild I auf Taf. XXII, das den Plexus brachialis der linken Seite eines 65 cm langen Exemplares von Iguana tuberculata in dorso-lateraler Ansicht bei mässiger Vergrösserung zeigt.)

Der Plexus brachialis von Iguana setzt sich vornehmlich aus vier Wurzeln zusammen: aus den Rami ventrales des VI., VII., VIII. und IX. Spinalnervs. Dazu kommt noch ein langer Ast aus dem X. Spinalnerv, der in grossem Bogen ventralwärts zieht und sich mit einem Zweige des Nervus crassus (s. w. u.) verbindet. Fürbringer hat nicht allein diesen Ast des X. Spinalnervs übersehen, sondern auch die Wurzel aus dem VI. vermisst. Von letzterer meint er, sie sei wahrscheinlich vorhanden gewesen, der „schlechte Erhaltungszustand des betreffenden Exemplares“ sei aber schuld daran gewesen, dass er nicht zu finden war (1876, p. 650). Von den vier Wurzeln des Plexus ist die erste (Spinalnerv VI) bei weitem die schwächste. Die stärkste ist die dritte (VIII); hinter dieser steht die vierte (IX) und hinter dieser die zweite (VII) an Stärke nur wenig zurück. Nerv VI und VII verbinden sich durch eine Schlinge miteinander und aus dieser geht der Nerv 1 hervor, der den Musculus serratus (Serratus superficialis = Thoraciscapularis Fürbringer) versorgt. Dieser Muskel wird also wohl sicher sowohl von Fasern des VI. wie des VII. Spinalnervs versorgt. Aus VI und der Schlinge zwischen VI und VII gehen auch noch ein paar sehr feine Zweige hervor, die zur Pleura und den Interkostalmuskeln ziehen (×××).

Nerv VII. In der Bahn dieses Nervs laufen jenseits seiner Anastomose mit Nerv VI sicher nur wenige Fasern des letzteren Nervs. Er teilt sich in vier ungleich starke Äste: einer davon ($D_1$) liegt dorsal, die drei anderen ($V_1$, $V_2$ und

$V_3$) ventral. Der letztere zieht unter der Arteria axillaris hinweg. Der stärkste der Äste ist $V_3$, dann kommt $D_1$ und die schwächsten sind $V_1$ und $V_2$. — $V_1$ setzt sich in den Nerv 14 fort, der den Coracohumeralis (Supracoracoideus Fürbr., Supraspinatus?) versorgt. Der Nerv 14, den Fürbringer als Nervus supracoracoideus bezeichnet, tritt an die Innenfläche des Coracoids und durch das Foramen supracoracoideum zu seinem Muskel. Der Nerv gehört also entschieden der ventralen Plexusschichte an.

$V_2$ verbindet sich durch eine Schlinge mit einem Ast von $D_2$ des Spinalnervs VIII. Es liegt also hier eine Verbindung eines Nervs der dorsalen Plexusschichte mit einem solchen der ventralen vor. Aus dieser Schlinge geht nun ein Nerv hervor, der sich in die zwei Äste 12 und 13 teilt. Nerv 12 versorgt den Teres major (Scapulo-humeralis post. Fürbr.). Fürbringer nennt den Nerv N. teres major. Nerv 13 versorgt den Subscapularis (Subcoracoscapularis Fürbr.); Fürbringer nennt ihn N. subcoracoscapularis. — $V_3$, der stärkste Ast des VII. Spinalnervs, zieht, wie erwähnt, unter der Arteria axillaris (s. brachialis) nach hinten und unten, um sich mit $V_4$ und $V_5$ zum Nerv 11 zu verbinden. Von diesem wird später die Rede sein.

$D_1$ geht mit der Schlinge zwischen $V_2$ aus VII und $D_2$ aus VIII eine Verbindung ein und setzt sich dann zusammen mit den aus dieser Anastomose ihm zugeführten Fasern in den Nerv 2 fort, der den Deltoideus versorgt. Er tritt dabei von der medialen Seite her in den Muskel ein und verzweigt sich sowohl in der P. scapularis, als in der P. clavicularis. Wie unbegründet die von Fürbringer vorgenommene Scheidung des Muskels in zwei Muskeln (Dorsalis scapulae s. Deltoideus scapularis s. superior und Cleido-humeralis s. Deltoideus clavicularis s. inferior) ist, geht u. a. auch daraus hervor, dass von den Ästen, die den Muskel versorgen, einer zum Teil in

die Portio clavicularis, zum Teil in die Portio scapularis tritt. — Zwischen M. coracohumeralis (Supraspinatus?) und vorderem Rand der P. clavicularis des Deltoideus tritt ein Ast zur Haut der Schulter.

Zwischen Nerv VII und VIII verläuft die Arteria axillaris oder brachialis.

Nerv VIII. Dieser Spinalnerv teilt sich, nachdem er einen feinen Faden (*) an den Intercostalraum abgegeben hat, in drei Äste: $D_2$, $D_3$ und $V_4$. Von diesen ist $V_4$ bei weitem der stärkste. $D_2$ und $D_3$ sind, wie schon durch ihre Bezeichnung angedeutet werden soll, entschieden dorsale Äste, $V_4$ ist ein ventraler Ast. Wie schon erwähnt, geht $D_2$ mit $V_2$ aus VII und ausserdem auch noch mit $D_1$ aus VII eine Verbindung ein und daraus setzt sich in der in der Zeichnung angegebenen Weise der Nerv $R_1$ zusammen, der wohl zum überwiegenden Teil aus Fasern aus $D_2$ besteht. $R_1$ gibt zunächst den Ast 3a ab, der von der medialen Fläche her in den Latissimus dorsi tritt und weit hinten einen Seitenzweig abgibt, dessen Endgebiet ich nicht angeben kann. Der Stamm von $R_1$ setzt sich in den Nerv $R_1^1$ fort, der zunächst den Ast 6 für den Scapulohumeralis (Infraspinatus Mivart, Scapulohumeralis prof. Fürbr.) abgibt, dann eine Anastomose zu Nerv $R_2^1$ schickt und sich schliesslich in den Nerv 7 fortsetzt. Nerv 7 ist ein Hautnerv für die laterale Seite des Ober- und Vorderarmes. Schon hoch oben geht von seinem hinteren Rande ein starker Ast ab. Der Stamm des Nervs 7 zieht unter der Fascie des Oberarmes in der Furche zwischen Caput laterale des Triceps und Brachialis (also zwischen den Muskeln 10 und 11b, Fig. A) in die Ellbogengegend und von da auf den Vorderarm. Wo er endigt, kann ich nicht sagen. Aus seiner Stärke in der Ellbogengegend darf wohl geschlossen werden, dass er bis nach der Hand zieht. Der Nerv 7 entspricht also den oder wenigstens einem Teil der Hautäste des N. radialis der Säugetiere.

$D_3$ verbindet sich mit $D_4$ aus IX zum Stamm $R_2$. Dieser gibt zunächst an seinem hinteren Rande den Nerv 3 b ab, der sich bald teilt und wie 3 a in den Latissimus dorsi eintritt. Beide Nerven (3 a und 3 b), bzw. ihre Äste, treten nicht weit von der Insertionssehne in den Muskel ein. Der Stamm von $R_2$ setzt sich nach Abgabe von 3 b als $R_2^1$ fort, erhält dann Fasern aus $R_1$ und aus dieser Anastomose geht der Nerv 8 hervor. Dieser tritt in den Schlitz ein, welchen langer Tricepskopf und Sehnenstreif * (Fig. B) zwischen sich fassen und durch welchen auch die Sehne des Latissimus tritt. Er liegt dabei medial vom Latissimus. Noch bevor er in den Schlitz eingetreten ist, hat er sich in Äste geteilt, aber diese bleiben zunächst noch parallel nebeneinander liegen. Dann aber weichen sie auseinander und treten, sich weiter teilend, in die Köpfe des Triceps ein. Einer der Äste zeichnet sich durch seine Länge und seinen eigentümlichen Verlauf aus. Er ist kaum so stark wie der Hautast, der an der lateralen Seite des Oberarms verläuft (Nerv 7), zieht, ohne Äste abzugeben, unter dem Caput longum zum Ellenbogen, legt sich hier dem Oberarmknochen an und geht schliesslich hinter dem Epicondylus radialis humeri zum Vorderarm, um sich im Caput commune der Streckmuskeln zu verlieren. Dieser motorische Vorderarmast des Radialis ist aber viel zu schwach, um alle Muskeln der Streckseite zu versorgen. Es entspricht also schon seine Stärke durchaus nicht der mächtigen Muskelmasse, die er zu innervieren hat. — Von $V_4$, dem stärksten Ast des VIII. Spiralnervs wird bei Nerv IX die Rede sein.

Nerv IX. Etwas schwächer als VIII, gibt der Nerv zunächst wieder an seinem Hinterrande ein paar sehr feine Fäden (××) an den Intercostalraum ab. Darauf teilt er sich in die beiden Äste $D_4$ und $V_5$. $D_4$ verbindet sich nach sehr kurzem Verlauf mit $D_3$ zu $R_2$, dessen weiteres Verhalten soeben geschildert wurde. —

$V_5$, der weitaus stärkere der beiden Äste von IX, verbindet sich alsbald mit dem ungefähr ebenso starken $V_4$ aus VIII und dem etwas schwächeren $V_3$ aus VII zu einem sehr starken Nervenstamm, weitaus dem stärksten Nerv, der aus dem Plexus hervorgeht. In Ermangelung eines besseren Namens bezeichne ich diesen Stamm vorläufig als N. brachialis crassus (11). Er gibt zunächst einen dünnen Zweig (9) zur Haut der medialen Seite des Oberarms ab, schmiegt sich dann dem hinteren Rande des M. coracobrachialis longus an und gibt unmittelbar hinter dem Ursprung dieses Muskels einen starken Nerv ab, der sofort in mehrere Äste zerfällt, ventralwärts zieht und sich von der dem Thorax zugewendeten Seite in den M. pectoralis einsenkt. Wie gesagt, ist der Nerv beim Eintritt in den Muskel schon in mehrere Äste geteilt. Von dem hintersten dieser Äste zieht ein dünner Zweig nach hinten und oben und verbindet sich mit dem X. Spinalnerv. Dieser läuft zunächst dicht am Hinterrande der ersten Brustrippe ventralwärts, kreuzt dann die dorsale Hälfte dieser Rippe ungefähr in ihrer Mitte, tritt unter ihr hindurch in den Intercostalraum zwischen letzter Hals- und erster Brustrippe, kreuzt dann das ventrale Ende der letzten Halsrippe und zieht schliesslich vor- und abwärts, um sich mit dem erwähnten Zweige des für den Pectoralis bestimmten Astes des N. crassus zu verbinden. Von der durch diese Anastomose gebildeten Schlinge geht nun der Nerv 5 ab, der den M. costocoracoideus (Sternocostocoracoideus Fürbr.) versorgt. Nebenbei bemerkt, ist dieser Befund in keiner Weise mit den Angaben Fürbringers in Einklang zu bringen, was übrigens auch von vielen anderen Befunden gilt.

Unmittelbar nach dem Abgang des oder der Äste für den Pectoralis zweigt sich vom Nervus crassus noch ein schwacher Ast (10) ab, der den M. coracobrachialis brevis innerviert.

Nachdem nun der N. crassus diese Äste abgegeben hat,

teilt er sich in zwei ungleich starke Nerven. Den stärkeren der beiden bezeichne ich als Mediano-Radialis (MR), obwohl, wie ich gleich bemerke, der Name nicht ganz passt, den anderen schwächeren nenne ich Ulnaris. Der Mediano-Radialis ist etwas weiter nach vorn gelegen, als der Ulnaris (U). Er liegt zunächst noch dem Coracobrachialis longus an, tritt dann zwischen diesem und dem Coracobrachialis brevis hindurch und liegt in der unteren Hälfte des Oberarmes zwischen Coracobrachialis longus und Biceps. Zwischen diesen Muskeln zieht er dann in die Ellbogenbeuge. Ungefähr in der Mitte des Oberarmes gibt er die Äste an den Coracobrachialis longus, Biceps und Brachialis ab, nachdem, wie erwähnt, schon vorher vom N. crassus der Ast für den Coracobrachialis brevis abgegangen ist. In der Ellbogenbeuge gibt der Mediano-Radialis einen Hautast ab, der auf dem Pronator teres bis zur Hand und an den radialen Rand des Daumens läuft. Ferner gibt er in der Tiefe der Ellbogenbeuge einen schwachen und einen sehr starken Ast nach der ulnaren Seite zu ab. Beide dienen zur Innervation der Beugemuskulatur des Vorderarmes. Der stärkere der beiden Äste tritt unter den Pronator teres und zerfällt alsbald in mehrere Zweige, von denen sich einer durch seine besondere Länge auszeichnet. Während die kurzen Äste von unten her in den Pronator teres und Flexor carpi radialis eintreten, gibt der lange einen Zweig an den Flexor digitorum communis longus ab und zieht dann unter dem Flexor carpi radialis zur Hand. Etwas oberhalb des Carpus tritt er unter diesem Muskel hervor, gelangt in die Mittellinie und teilt sich zunächst in zwei ungefähr gleich starke Äste, die in den Flexor palmaris eintreten und ihn versorgen. Dieser lange Ast hat also ungefähr den Verlauf des Medianus des Menschen, wenigstens insofern, als er zwischen oberflächlicher und tiefer Beugemuskulatur verläuft. Er tritt aber über und nicht unter dem Ligamentum

carpi transversum zur Hand. — Nachdem der Mediano-Radialis die genannten Äste abgegeben hat, tritt er in die Tiefe der Ellbogenbeuge, und zwar proximal von der von Mivart als Pronator accessorius beschriebenen Portion des Pronator profundus, und zieht dann zwischen den beiden Vorderarmknochen hindurch auf die Streckseite. Bei seinem Durchtritt durch das Spatium interosseum, also noch ganz hoch oben am Vorderarm, gibt er einen ziemlich starken Ast nach der ulnaren Seite zum Extensor carpi ulnaris aut. Nachdem der Mediano-Radialis auf der Streckseite des Vorderarmes angelangt ist, läuft er zwischen Pronator profundus und den langen Streckmuskeln distalwärts. Unter dem Caput commune des Abductor antibrachii radialis (Supinator communis) (18) und Extensor digitorum communis longus (19, Fig. E) verlaufend, gibt er einen Ast an den letztgenannten Muskel ab, der sich alsbald in demselben weiter verzweigt. Ob er auch den Abductor antibrachii radialis versorgt, kann ich nicht sagen, halte es aber für wahrscheinlich. Ungefähr in der Mitte der Streckseite des Vorderarmes teilt sich der Mediano-Radialis in zwei ungefähr gleich starke Äste: der radiale derselben tritt unter dem Abductor pollicis longus (21) und Extensor pollicis (22), die er innerviert, aufs Dorsum manus. Hier liegt er zunächst ganz proximal und den Knochen dicht anliegend zwischen dem Extensor pollicis (22) und Extensor digiti II proprius (23) und teilt sich darauf in mehrere Äste, die unter den kurzen Streckmuskeln der Hand zu diesen ziehen. — Der ulnare Ast verläuft gleichfalls bis ans unterste Ende des Vorderarmes und tritt schliesslich unmittelbar neben dem Köpfchen der Ulna, distal vom untersten Ende des Pronator profundus in die Vola. Er versorgt hier zunächst den Adductor pollicis und zieht dann unter den Interossei nach der ulnaren Seite, um sich an der Innervation dieser Muskeln zu beteiligen. Er kommt dadurch in die Nähe des Endes des Nervus ulnaris,

mit dem er anastomosiert. Dieser, wieder in die Vola gelangende Ast des Mediano-Radialis scheint aber auch an der Innervation der übrigen Hohlhandmuskeln beteiligt zu sein.

Nach dem Gesagten verhält sich also der Mediano-Radialis am Oberarm, soweit die Innervation der Muskulatur in Frage kommt, wie der Musculocutaneus, am Vorderarm wie der Medianus und der Ramus profundus des Radialis und an der Hand zum Teil wie der Medianus, zum Teil aber auch (Innervation der Interossei und des Adductor pollicis) wie der Ulnaris der Säugetiere. Dieses Verhalten ist deshalb wichtig, weil es zeigt, dass für die Beurteilung der Extremitätenmuskulatur die Nerven, nachdem sie einmal den Plexus passiert haben, wenn überhaupt, so nur eine sehr untergeordnete Bedeutung haben. Darauf soll später noch im Detail zurückgekommen werden.

Der zweite Hauptast des Nervus crassus, der N. ulnaris, zieht hinter dem Coracobrachialis longus ziemlich oberflächlich zum Ellbogen, liegt dort an der Streckseite der hinteren Fläche des Humerus, ulnar vom Olecranon, also ähnlich wie beim Menschen, tritt dann unter den Muskel 16 (s. o.), demnach auch zwischen den beiden Köpfen (×× und ×××) des Flexor carpi ulnaris aut. hindurch und verläuft dann zwischen der oberflächlichen humeralen, aus ×× (D) kommenden und der tiefen ulnaren Portion des Flexor digitorum communis longus weiter. Während des Verlaufes am Vorderarm gibt er zwei Äste an den Flexor carpi ulnaris aut. und einen an den Flexor digit. comm. long., dann zieht er an die volare Seite des Carpus und betritt einen an der radialen Seite des Pisiforme gelegenen Kanal, der von derben, sehnig glänzenden Bindegewebsfasern abgeschlossen wird, die vom Ligamentum

carpi transversum zu den Knochen des Carpus ziehen. Nachdem er diesen Kanal passiert hat, versorgt er zunächst die Muskeln des kleinen Fingers (Abductor und Adductor dig. V) und zieht dann unter dem letzteren, ähnlich dem Ramus profundus des Ulnaris des Menschen, zu den Interossei. — (Etwas oberhalb des Ellbogens gibt der Ulnaris einen Hautnerv an die Beugeseite des Vorderarmes ab.) —

Die Beziehungen der Nerven, die aus dem Plexus brachialis kommen, sind also bei Iguana tuberculata der Hauptsache nach folgende (die Nerven sind mit denselben Zahlen bezeichnet wie auf Fig. I, Taf. XXII):

Nerv 1. Serratus (Serratus superfic. s. Thoraciscapularis Fürbr.).

Nerv 2. Deltoideus (Dorsalis scapulae s. Deltoideus scapularis s. sup. Fürbr. + Cleidohumeralis s. Deltoideus clavicularis s. inf. Fürbr.).

Nerv 3. Nerven, die aus 3 a (bzw. $R_1$) und 3 b (bzw. $R_2$) kommen, versorgen den Latissimus dorsi (Dorso-humeralis Fürbr.).

Nerv 4. Pectoralis (Costo-episterno-humeralis s. Pectoralis major Fürbr.).

Nerv 5. Costocoracoideus (Sternocostoscapularis Fürbr.).

Nerv 6. Infraspinatus (Scapulohumeralis prof. Fürbr.).

Nerv 7. Hautnerv für die laterale Seite des Ober- und Vorderarms.

Nerv 8. Triceps (alle Köpfe) (Anconaeus Fürbr.). Ein schwacher Ast geht zum Caput commune der Extensoren des Vorderarmes.

Nerv 9. Hautnerv für den Oberarm.

Nerv 10. Coracobrachialis brevis.

Nerv 11. Nervus brachialis crassus, der die Nerven 9, 10 und 4, sowie die Schlinge zu Nerv X abgibt, aus der

der Nerv 5 zum Costocoracoideus abgeht. Nerv 11 teilt sich in den Mediano-Radialis (MR) und Ulnaris (U).

Nerv 12. Teres major (Scapulo-humeralis post. Fürbr.).

Nerv 13. Subscapularis (Subcoracoscapularis Fürbr.).

Nerv 14. Coracohumeralis s. Supraspinatus (Supracoracoideus Fürbr.).

Der N. mediano-radialis versorgt a) am Oberarm den Coracobrachialis longus, Biceps und Brachialis; b) am Vorderarm den Pronator teres, Flexor carpi radialis, Flexor dig. comm. long., Extensor carpi ulnaris, Extensor dig. comm. long., Abductor antibrachii radialis (= Supinator comm.); c) an der Hand, und zwar am Dorsum Abductor pollicis longus und alle kurzen Extensoren der Finger; in der Vola Flexor palmaris, die Muskeln des Daumens und die radiale Hälfte der Interossei. Er entspricht also, wie bereits erwähnt, am Oberarm dem Musculocutaneus, am Vorderarm dem Medianus und einem Teil des Ramus profundus des Radialis, an der Hand dem Medianus, Ulnaris (zum Teil) und dem Radialis. — Der Nervus ulnaris versorgt den Flexor carpi ulnaris, Flexor digit. comm. long. am Vorderarm und den Abductor und Adductor digit. V, sowie die ulnare Hälfte der Interossei an der Hand.

Zum Schlusse bemerke ich noch, dass ich zwar zunächst der Beschreibung meine Untersuchungen an einem 65 cm langen Exemplar, dessen Nerven ich auf beiden Seiten präpariert habe, zugrunde gelegt habe, dass ich aber auch bei dem früher erwähnten Exemplar von 110 cm die Nerven zum grössten Teile verfolgt habe. Namentlich habe ich an diesem Exemplar auch das Verhalten des Mediano-Radialis untersucht und ganz ebenso, wie in dem beschriebenen Fall, gefunden. Auch mehrere Stichproben, die ich an einem dritten Exemplar vorgenommen habe, haben das gleiche Resultat ergeben.

## II. Hintere Extremität.

### A. Muskulatur.

### Muskeln der Hüfte und des Oberschenkels.

(110 cm langes Exemplar.)

Hat man die Haut abpräpariert und die Bauchmuskeln weggenommen, so erhält man von der Beugeseite des Oberschenkels das in Fig. A wiedergegebene Bild.

Den grössten Teil der Beugeseite bedeckt ein platter, dreieckiger Muskel (4, Puboischiotibialis), den Fürbringer auf Grund irriger, zum Teil auf die Untersuchungen Gorskis basierter Voraussetzungen als M. ileopectineo-puboischiotibialis bezeichnet hat. Gadow nannte ihn später Puboischiotibialis. Die meisten Autoren, wie Humphry, Günther, Gorski, auch Fürbringer und Gadow, halten ihn für ein Homologon des Gracilis der Säugetiere, eine Ansicht, die auch Mivart, der den Muskel bei Iguana untersuchte und auch die Verhältnisse bei Echidna aus eigener Anschauung kannte, für möglich hielt. Seine Worte lauten: „The muscle, which appears to me to represent, possibly, the gracilis of mammals“ (l. c. p. 788). Der Muskel entspringt von der Symphysis ossium ischii, ferner von einem Sehnenbogen („Ligamentum ischiopubicum“), der von dieser Symphyse zum Tuberculum laterale ossis pubis zieht, endlich von einer Aponeurose, mit welcher die von der dorsalen Seite der Symphysis ossium pubis entspringende Portion des Muskels 1 („the first part of iliacus“ nach Mivart) zusammenhängt. Diese Aponeurose steht mit dem Tuberculum laterale ossis pubis im Zusammenhang und ebenso auch mit der lateralen Hälfte des genannten Sehnenbogens. Sie ist mit der medialen, vom Tuberculum lat. oss. pub. entspringenden Hälfte des Muskels 1 verschmolzen und lässt sich von diesem nicht ohne Verletzung desselben abpräparieren. Der Muskel inseriert sich mittels einer kurzen,

breiten Sehne am Hinterrande des dreieckigen, muskelfreien Feldes des proximalen Endes der Tibia. Mit ihm verschmilzt unmittelbar vor der Insertion der Muskel 9 (A u. B, Taf. XX). — Der Muskel wird teils von einem Aste des N. obturatorius anterior oder obturat. s. s. versorgt, der den Muskel 12 durchbohrt und von unten her in den Puboischiotibialis eintritt, teils auch vom N. obturatorius posterior (s. unten). Beide Nerven gehören der ventralen Plexusschichte an; jener ist ein diazonaler, dieser ein metazonaler Nerv im Sinne Fürbringers.

Der Muskel adduziert den Oberschenkel, beugt das Knie und rollt die Tibia und damit den ganzen Unterschenkel und Fuss nach innen (Pronation). Gleich wie die anderen Autoren halte ich ihn für ein Homologon des Gracilis der Säugetiere. — Von den für ihn vorgeschlagenen Namen halte ich den von Gadow gewählten (Puboischiotibialis) für den besten. Der genannte Forscher gibt an, dass der Muskel bei den von ihm untersuchten Formen „in zwei bis drei aufeinanderfolgende Teile zerfalle" (l. c. p. 402) und hebt zugleich hervor, dass sein medialer Teil einen Nerv aus dem Plexus ischiadicus erhalte.

Hat man den Muskel 4 weggenommen, so bekommt man das Bild der Fig. B. Ich beginne mit der Beschreibung der Muskeln 8 und 9 (Flexor tibialis internus), die man auch in der Ansicht A, wenngleich nur in geringer Ausdehnung, am medialen Rande des Puboischiotibialis oder Gracilis (4) sieht. Zunächst muss ich aber erwähnen, dass in der hinteren Schenkelbeuge, also zwischen Hinterfläche des Oberschenkels und Schwanzwurzel, ungefähr vom Tuber ischiadicum an bis zum Hinterrande des Darmbeines eine mächtige Bindegewebsmasse liegt, die gewöhnlich als Ligamentum ilio-ischiadicum beschrieben wird. Teils von diesem Ligament, teils direkt vom Tuber ischiadicum entspringen mehrere Muskeln und zu diesen



gehören zunächst die Muskeln 8 und 9. Der Muskel 8 ist der stärkere der beiden. An seinem Ursprung ist er kaum von Muskel 9 und noch weniger von Muskel 11 (Fig. C) zu trennen. Er teilt sich etwas oberhalb des Kniegelenkes in eine mediale oder tibiale, stärkere und eine laterale oder fibulare, schwächere Portion und zeigt sehr eigentümliche Insertionsverhältnisse. Die tibiale Portion, die allein in Fig. B sichtbar ist, geht in eine starke Sehne über, die zum Teil an das proximale Ende der Tibia tritt, um sich hinter dem Ligamentum collaterale tibiale zu inserieren, zum Teil aber auch mit der hinteren und medialen Wand der Kniegelenkkapsel verschmilzt und, mit dieser verbunden, an das distale Femurende tritt. Diese tibiale Portion inseriert sich also am proximalen Ende der Tibia und am distalen Ende des Femur. Die fibulare Portion tritt in der Kniekehle zwischen die beiden Gastrocnemiusköpfe und inseriert sich tibialwärts von der gemeinsamen Endsehne der Muskeln 1 und 11 (s. darüber später) an der hinteren Fläche des proximalsten Endes der Tibia. Von den beiden Portionen, in die der Muskel 8 oberhalb des Kniegelenkes zerfällt, ist die tibiale sehr viel stärker als die fibulare. Wenn man von letzterer absieht, so bekommt man ähnliche Verhältnisse, wie von dem gleichnamigen Muskel von Uromastix, nur ist dieser hier sehr viel schwächer als bei Iguana. — Der Muskel 9 entspringt breitsehnig, verbunden mit 8 und 10, vom Lig. ilio-ischiadicum der hinteren Schenkelbeuge, wird anfangs vom Muskel 8 bedeckt und tritt an der medialen Seite des Knies mit dem Puboischiotibialis (4) in Verbindung, mit dessen Sehne er grösstenteils verschmilzt. Er hat also mit diesem Muskel gleiche Insertion; nur ein Teil der Fasern ist selbständig zur Tibia zu verfolgen. Muskel 8 und 9 werden vom Nervus obturatorius posterior (s. unten) versorgt; der Ast, der sie versorgt, tritt durch den Muskel 11 hindurch.

Mivart bezeichnet den Muskel 8 als first portion of Semitendinosus. Ich fasse beide zusammen und halte es nicht für unwahrscheinlich, dass sie einem in zwei Portionen geteilten Semitendinosus entsprechen. Dazu bestimmt mich die Art des Ursprungs und der Insertion; aber ich muss zugeben, dass die Auffassung anfechtbar ist. Beide Muskeln zusammen werden von Gadow als Flexor tibialis internus bezeichnet, ein Name, den auch ich beibehalten will. Bei den Schildkröten ist der Muskel nach den Untersuchungen Sieglbauers einfach, entspringt aber ausserdem noch mit einem Kopf von der Schwanzwirbelsäule. Nur bei Cyclanorbis fand ihn Sieglbauer, ähnlich wie ich bei Iguana und Uromastix, in zwei Muskeln geteilt; dazu kommt aber auch hier, wie bei den übrigen Schildkröten, noch ein caudaler Kopf.

Die nun folgenden Muskeln 10 und 11 (Semimembranosus) werden bei Iguana in der in den Figuren A u. B, Taf. XX wiedergegebenen Ansichten vollständig von den Muskeln 8 und 9 bedeckt; sie liegen also hinter diesen, d. h. mehr dorsal als sie. In Fig. C erscheint die Mitte der Muskeln 8 und 9 weggeschnitten und Anfang und Ende zurückgeschlagen. Der Muskel 11 entspringt vom Tuber ischiadicum und ist hier von den Muskeln 8 und 9 kaum zu trennen. Er wird hoch oben von einem Ast des N. obturatorius post. durchbohrt (s. o.), verläuft, angeschlossen an den Muskel 12 (Ischiofemoralis Gadow, Adductor magnus Mivart), aber von Muskel 8 vollständig bedeckt, in die Kniekehle, wo er sich mit dem Muskel 3 (Pubotibialis Gadow, Sartorius?) vereinigt (Fig. C), um zwischen den beiden Gastrocnemiusköpfen distalwärts zu ziehen und sich am proximalen Ende der Tibia, dicht oberhalb der Sehne des Muskels 10 zu inserieren. — Der Muskel 10 (Fig. C) entspringt, zum Teil vereinigt mit den Muskeln 9 und 11, aber weiter dorsal, als diese, vom Lig. ilio-ischiadicum, läuft dann nach der Kniekehle und geht hier in eine kräftige

Sehne über, die sich in scharfem Bogen zwischen den beiden Gastrocnemiusköpfen in die Tiefe wendet, um sich unmittelbar unterhalb der gemeinsamen Insertion von 3 und 11 (Pubotibialis und Teil des Semimembranosus?) am proximalen Ende der Tibia zu inserieren. Die Sehne des Muskels 10 schliesst mit dem Muskelbauch einen fast rechten Winkel ein. Von ihrem Anfang zweigt sich ein starkes Bündel ab, das an die fibulare Seite des medialen Gastrocnemiuskopfes (= tibialen Suraliskopfes) tritt und mit diesem vereint, zur Plantaraponeurose zieht.

Ich fasse die Muskeln 10 und 11 zusammen und bezeichne sie als Semimembranosus. Auch hier richte ich mich nach Ursprung und Insertion der Muskeln, bin mir aber auch hier der Anfechtbarkeit meiner Auffassung bewusst. Mivart, dem wir die genaueste Beschreibung verdanken, bezeichnet den Muskel 10 als Biceps, den Muskel 11 als second portion of Semimembranosus. Der Muskel 10 ist der Flexor tibialis externus Gadows, eine Bezeichnung, die Sieglbauer auch für den homologen Muskel der Schildkröten gebraucht. Gadow gibt an, dass sich die Sehne des Muskels in zwei Schenkel spalte, deren einer sich an der tibialen und hinteren Fläche des Collum fibulae ansetze, während der andere sich mit dem Caput tibiale des Gastrocnemius verbinde. Die erstere Angabe ist entschieden unrichtig, wie übrigens schon Mivart gewusst hat. — Ob der Muskel 10 dem Ilioischiadico-tibialis proprius Fürbringers entspricht, ist bei der Ungenauigkeit seiner Beschreibung nicht zu sagen.

Ich füge noch hinzu, dass sich auch die Muskeln 8 und 9 und der Muskel 11 nach der Beschreibung Fürbringers nicht sicher identifizieren lassen. Möglicherweise entsprechen 8 und 9 seinem Puboischiotibialis sublimis posterior und der Muskel 11 seinem Puboischiotibialis profundus. Leider sind

auch die Abbildungen Fürbringers zur Identifizierung der Muskeln kaum zu verwerten.

Was den Muskel 11 betrifft, so entspricht er einem Teil des Flexor tibialis internus nach Gadow; nach Sieglbauer fehlt ein ihm korrespondierender Muskel bei den Schildkröten.

Die Muskeln 10 und 11, also mein Semimembranosus, werden von Ästen des N. obturatorius post. versorgt. —

Eine richtige Beschreibung und Deutung des Muskels 3 (Pubotibialis s. Sartorius?) zu geben, begegnet grossen Schwierigkeiten. Ein Teil des Muskels entspringt sehnig vom lateralen Drittel oder Viertel des Lig. ischiopubicum und vom Tuberculum laterale ossis pubis. Diesen Teil habe ich auf Fig. B mit 3a bezeichnet; er wird, wie überhaupt der ganze Muskel 3 vom Muskel 4 (Puboischiotibialis s. Gracilis) bedeckt, ist daher in Fig. A nicht sichtbar. Ohne irgend eine Grenze schliesst sich an diesen Teil 3a der Teil oder die Portion 3b an, die von der Unterseite einer Aponeurose entspringt, in die der Muskel 1 (s. u.) übergeht. Die Aponeurose ist in den Figg. A, B u. C mit einem Sternchen (*) bezeichnet. 3a und 3b zusammen bilden eine oberflächliche Schicht des Muskels 3 und sind, wie gesagt, nur durch ihren Ursprung verschieden, sonst aber in keiner Weise voneinander zu trennen. Eine tiefe Schichte des Muskels bildet die Portion 3c (C), die hinter 2a, vor 5a (Rect. femoris) gelegen, langsehnig von einem vor der Gelenkpfanne befindlichen Höcker des Schambeins entspringt. Der Muskel läuft zwischen Extensor femoris triceps (5) und Adductor femoris (12), dann zwischen den Muskeln 5 und 8 in die Kniekehle, vereinigt sich schliesslich mit Muskel 11 (Fig. C) und inseriert sich wie gesagt, am proximalen Ende der Tibia. — Der Muskel wird von Osawa Pubotibialis posticus, von Fürbringer Ileopectineotibialis prof. genannt. Mivart bezeichnet ihn als

Tibial adductor, ähnlich wie ihn schon seinerzeit Stannius genannt hat. Humphry hat ihn für ein Homologon des Sartorius gehalten, eine Ansicht, die mir recht plausibel erscheint. Gadow nannte den Muskel Pubotibialis. Wie Sieglbauer gezeigt hat, kommt er, mit Ausnahme von Cyclanorbis, auch bei allen Schildkröten vor. Eigentümlich ist, dass ihn Gadow auf p. 409 von den Schildkröten beschreibt, auf p. 410 aber bemerkt, dass er den Schildkröten und Krokodilen fehle. — Uromastix zeigt mit Rücksicht auf ihn ganz ähnliche Verhältnisse wie Iguana. Die innigen Beziehungen zu Muskel 1 könnten den Muskel 3 als eine Fortsetzung desselben auffassen lassen.

Muskel 1 (Pectineus) ist gleichfalls schwierig in Beziehung auf Beschreibung und Deutung. Er entspringt grösstenteils von der Innenseite des Beckens, und zwar von der Innenseite der Symphysis ossium pubis, durch eine mediane Raphe vom Muskel der Gegenseite getrennt, sodann von der scharfen vorderen Kante und der vorderen, oberen Fläche des Schambeins, wendet sich dann lateral um das Tuberculum laterale ossis pubis herum und geht in einiger Entfernung davon in eine Aponeurose (mit * bezeichnet) über, von deren Unterfläche einerseits die Portion 3 b des Muskels 3 (Pubotibialis s. Sartorius (?)) hervorgeht, andererseits aber auch der Muskel 1 a (Fig. C) sich fortsetzt, der sich über dem distalen Teil von 2 a im Bogen nach innen zum Trochanter begibt. Der Muskel 1 ist an seinem Ursprung vom Schambein innig mit der tiefen Portion des Muskels 16 + 17 (Fig. D u. E, für 16 auch C) verbunden. Bei Iguana sind diese beiden Muskeln so miteinander vereinigt, dass 17 als die breitere und zugleich tiefe Portion eines Muskels erscheint, dessen oberflächliche, schmale Portion der Muskel 16 darstellt. Der einheitliche Muskel drängt sich in derselben Weise, wie bei Uromastix die Muskeln 16 und 17, zwischen Caput 5 a und

5 c des Extensor femoris triceps ein. Davon wird später noch die Rede sein.

Mivart bezeichnet den Muskel 1 als first part eines Ileopsoas, indem er zugleich die gesamte Muskelmasse, die von der Innenseite des Beckens kommt und über dessen Rand zum Femur zieht, als Homologon des Ileopsoas auffasst. — Gadow bezeichnet den Muskel 1 + 1 a als ersten Teil des Puboischiotibialis internus. Sieglbauer nennt ihn bei den Schildkröten geradezu Pectineus, mit dem er in der Tat homolog zu sein scheint. Ich wähle gleichfalls diese Bezeichnung, indessen mit einiger Reserve.

Der Muskel 12 (Adductor femoris) ist ganz von Muskel 4 bedeckt und füllt den Winkel aus, den die Muskeln 8 u. 3 (Fig. B) miteinander einschliessen. Er entspringt gemeinsam mit Muskel 4 von der Symphysis ossium ischii, sowie vom Lig. ischiopubicum; von dem letzteren bis zu der Stelle, von der an die Portion 3 a des Muskels 3 den Ursprung nimmt. Schneidet man den Muskel 12 in der Mitte durch und schlägt man die proximale Hälfte in die Höhe, so sieht man an derselben einen sehnig glänzenden Streifen, der etwa von der Mitte der Symphysis ossium ischii zum Tuberculum ischiadicum zieht und mit welchem der Muskel 12 an seinem Ursprung fest verbunden ist. Der Muskel inseriert sich ungefähr am mittleren Drittel des Femurs zwischen Vastus medialis und lateralis, unterhalb der Insertion des Muskels 13 (Caudifemoralis Gadow).

Mivart beschreibt den Muskel als Adductor magnus, Gadow als Ischiofemoralis, ebenso Osawa und Fürbringer. Ich bezeichne ihn schlechtweg als Adductor femoris. Der Muskel gehört zu denen, die sowohl vom N. obturatorius anterior, als posterior versorgt werden; ein Ast tritt zu ihm zwischen den Muskeln 2 a und 2 b hindurch.

Muskel 2 a, 2 b und 2 c (Puboischiofemoralis ventralis

und Obturator externus). Vom Scham- und Sitzbein, sowie von der das grosse Foramen obturatum (s. cordiforme) verschliessenden Membran entspringt ein mächtiger Muskelkomplex, der sich teils am, teils in der Nähe und hinter dem Trochanter inseriert. Ich habe ihn in der Figur C als 2 a, 2 b und 2 c bezeichnet. Davon gehören die Teile 2 a und 2 b durch ihre Insertion viel inniger zusammen, als etwa 2 b und 2 c; sie können geradezu als die zwei Portionen eines Muskels angesehen werden, der am Scham- und Sitzbein, sowie an der Membrana obturatoria entspringt und am Trochanter endigt. Ich will diesen Muskel, also 2 a + 2 b als Puboischiofemoralis ventralis bezeichnen. Von den beiden Portionen ist die Portio pubica (2 a) viel stärker als die Portio ischiadica (2 b). Die erstere entspringt von der ventralen Seite der Symphysis ossium pubis, wo sie durch eine mediane Raphe vom Muskel der Gegenseite getrennt ist, ferner von der vorderen Kante und der unteren Fläche des Schambeins bis zum Tuberculum laterale, dann medial von diesem von der lateralen verdickten Kante des Schambeins bis zum Anfang des Tuberculum iliopectineum. Die Faserbündel, die von der Symphysis ossium pubis kommen, verlaufen steil nach hinten und aussen, dann ändert sich allmählich die Richtung, bis die letzten Bündel einen mehr queren Verlauf von aussen nach innen nehmen. Dieser letzte Teil des Muskels wird vom Muskel 1 a (Fig. C) bedeckt. — Die Portio ischiadica (2 b) entspringt von der Symphysis ossium ischii und in ziemlich grosser Ausdehnung von der Membrana obturatoria. Der Ursprung schiebt sich etwas unter den Muskel 2 a und noch viel mehr unter den Muskel 2 c hinein. Die Muskelbündel verlaufen steil nach hinten und unten und vereinigen sich kurz vor der Insertion mit der Portio pubica, um sich mit derselben am Trochanter zu inserieren. Nach Ursprung, Insertion und Lage bezeichne ich, wie gesagt, den Muskel als Puboischio-

femoralis ventralis. Er adduziert den Oberschenkel und beugt ihn zugleich im Hüftgelenk. Mivart nimmt auch noch den Muskel 1 a hinzu und hält es für wahrscheinlich, dass 1 a, 2 a und 2 b zusammen als die drei Portionen eines Muskels aufzufassen seien, der mit dem Pectineus homolog sein könnte. Ich glaube, dass 1 a, sowie 1 überhaupt, der wahrscheinlich für sich allein mit dem Pectineus homolog ist, von 2 a und 2 b zu trennen ist. Sie haben in der Tat fast nur das miteinander gemein, dass sie sich am Trochanter inserieren. — Der Muskel 2 a + 2 b, also mein Puboischiofemoralis ventralis, entspricht vielleicht den Mm. ileopectineofemorales longi s. Pectinei Fürbringers. Vielleicht aber entspricht 2 b dem Puboischiotrochantericus longus Fürbringers. Aber auch diese Deutung ist unsicher, denn Fürbringer meint, dass dieser Muskel dem Obturator externus Mivarts, das wäre also dem Muskel 2 c, entspreche. Bei der Oberflächlichkeit der Beschreibung Fürbringers ist es kaum möglich, sich darüber ein Urteil zu bilden. Gadow bezeichnet 2 a, 2 b und 2 c zusammengenommen als Puboischiofemoralis externus. Ich habe aber schon erwähnt, dass 2 c ganz wohl als selbständiger Muskel angesehen werden kann. — Dieser Muskel 2 c, dem Obturator externus Mivarts entsprechend, ist ein sehr kräftiger Muskel, der fast völlig vom Muskel 4 und 12 bedeckt wird. Er entspringt von der Symphysis ossium ischii und der sich daran anschliessenden unteren Fläche des Sitzbeins, nicht aber von der Membrana obturatoria, hat eine dreieckige Form und inseriert sich mit seiner kräftigen Sehne dorsomedial vom Trochanter, ganz getrennt von 2 a und 2 b. Ich halte es für ganz wohl möglich, dass er dem Obturator externus entspricht.

Muskel 13 (Caudofemoralis). Distal von 2 c sieht man in der Ansicht der Fig. C eine ungemein kräftige Sehne, die kräftigste, die überhaupt an den Oberschenkel herantritt (13).

Der Muskel, der diese Sehne hervorgehen lässt, gehört der ventrolateralen Schwanzmuskulatur an und stellt bei Iguana, wie Gadow richtig bemerkt, eine walzenförmige Masse dar, die, von der Schwanzwurzel an, sich ungefähr zwölf Wirbel weit nach hinten erstreckt, dabei immer dünner werdend. Die Sehne wendet sich um die vom Trochanter herablaufende Crista an die Aussenfläche des Oberschenkels, um sich daselbst zu inserieren. Dabei verschmilzt die Sehne proximal mit der des folgenden Muskels (14), so dass beide zusammen eine nach hinten offene Tasche bilden. Von ihr zweigt unter rechtem Winkel ein Sehnenstreif (××) ab, der zwischen beiden Hauptästen des N. ischiadicus (s. u.) hindurchtritt und in die Kniekehle zieht, wo er sich mit der hinteren Wand der Kniegelenkkapsel verbindet und dabei mit einem sehnig glänzenden Streifen verschmilzt, der über die Hinterfläche des distalen Femurendes läuft. — Mivart nennt den Muskel Femorocaudalis, Humphry besser Caudofemoralis, Gadow Caudifemoralis, Fürbringer Coccygofemoralis longus. — Er ist zweifellos der kräftigste Adductor der Extremität. Zieht man an der zur hinteren Wand der Kniegelenkkapsel ziehenden Sehne, so bleibt das Kniegelenk, wenn es vorher gestreckt war, gestreckt. Bei Uromastix aber habe ich in diesem Fall Beugung des Kniegelenkes gefunden; es scheint also in der Tat der Muskel, wie auch aus einer Bemerkung Gadows hervorgeht, nicht überall die gleiche Wirkung, bzw. also die gleiche Insertion, zu haben. Den Schildkröten fehlt nach Gadow und Sieglbauer dieser Muskel.

Muskel 14 (Piriformis). Der Muskel 13 deckt in der Ansicht der Fig. C zum grössten Teil den Muskel 14. Dieser liegt zwischen Caudofemoralis (13) und proximalem Teil des Iliofibularis (15), entspringt von den Querfortsätzen der ersten Schwanzwirbel, hat eine dreieckige Form und inseriert dorsal vom Caudofemoralis am Femur. Bei Mivart heisst der Muskel

Piriformis, ebenso schon bei Meckel und Humphry; Fürbringer, der den Muskel Coccygofemoralis brevis nennt, ist gleichfalls der Ansicht, dass er dem Piriformis der Säugetiere entspricht. Auch ich halte den Vergleich mit diesem Muskel für berechtigt und behalte daher den alten Namen Piriformis bei. Sanders dagegen hat ihn für ein Homologon des Quadratus femoris gehalten. Gadow hat ihn als Caudiiliofemoralis bezeichnet. Sieglbauer hat den Muskel bei den Schildkröten genau untersucht und ihn gleichfalls als Piriformis bezeichnet.

Streckseite des Oberschenkels. Von der Streckseite des Oberschenkels bekommt man, wenn die Haut abgezogen und die Muskeln blossgelegt sind, zunächst das Bild der Fig. D, Taf. XX. Muskel 5a—c (Extensor femoris triceps) (Fig. A—E). Der kräftigste und wichtigste Muskel, den man in dieser Ansicht zu Gesicht bekommt, ist der Muskel 5. Er entspringt, wie schon Osawa für Hatteria angegeben hat, mit drei Köpfen und ich will ihn daher auch mit dem von diesem Forscher gebrauchten Namen als Extensor femoris triceps bezeichnen. Seine drei Ursprungsköpfe sind: 1. das Caput iliacum (5c). Dieses entspringt nur mit seinem vordersten Teil von der Spina ossis ilium, weitaus der Hauptmasse nach aber mit einer ziemlich langen, sehr kräftigen, flächenhaft ausgebreiteten Ursprungssehne (*), deren Basis von der Spina ossis ilium bis zum hinteren Ende des Darmbeins reicht und deren Fasern schief von hinten oben nach vorn unten verlaufen (Fig. D u. E). Diese Sehnenplatte deckt hinten auch den Ursprung des Iliofibularis (15), der von ihr gleichfalls Fasern bezieht. Das Caput iliacum deckt von aussen und oben her vollständig das Caput femorale (5b, Fig. E); es vereinigt sich ungefähr in der Mitte des Oberschenkels mit dem Caput acetabulare (5a) und von da an längs einer schief nach hinten ziehenden Linie mit dem Caput femorale (vgl.

Fig. E). Sein vorderster Teil setzt sich von der Hauptmasse dieses Ursprungskopfes durch eine ziemlich tiefe Furche ab (Fig. D). Über die Oberfläche des Muskels erstreckt sich ziemlich weit eine Aponeurose herab.

2. Caput femorale (5 b). Dieser kräftige Ursprungskopf des Extensor femoris triceps hüllt den Oberschenkelknochen von der tibialen, dorsalen und fibularen Seite her fast vollständig ein, wenigstens im mittleren und unteren Drittel, und lässt nur die schmale Beuge- oder ventrale Fläche zur Insertion von Muskeln frei. Hier schiebt sich auch (vgl. Fig. C) zwischen den tibialen und fibularen Teil des Ursprungskopfes 5 b die Insertion des Adductor femoris (12) ein. Wie aus Fig. E zu ersehen ist, reicht das Caput femorale zwischen den Muskeln 17 (III. Teil des Puboischiofemoralis internus nach Gadow s. u.) und 18 (Iliofemoralis) sehr weit proximalwärts. Er besitzt zwischen der tibialen und dorsalen Seite eine tiefe, breite Furche zur Einlagerung für das Caput acetabulare (5 a).

3. Caput acetabulare (5 a). Dieses entspringt von dem vor und ventralwärts vom Pfannenrand gelegenen Höcker, den ich früher als Tuberculum iliopectineum bezeichnet habe. Dazu bemerke ich, dass diesem Höcker bei einer mit Iguana nahe verwandten Form (Metopocerus cornutus) ein Knochenkern zugrunde liegt, der dem dorsolateralen Ende des Schambeins ansitzt. Man kann an dem Caput acetabulare, wie auch aus der Fig. C zu ersehen ist, eine mehr ventral gelegene, langsehnig und eine mehr dorsal gelegene, kurzsehnig entspringende Portion unterscheiden; die letztere wird von der ersteren zum Teil bedeckt. Am Ursprung hängt das Caput acetabulare mit einem in schiefer Richtung von vorn oben nach hinten unten verlaufenden, sehr kräftigen Kapselband zusammen. Wie schon erwähnt, legt sich dieser Ursprungskopf in eine tiefe Furche des Caput femorale ein. Er ver-

schmilzt zunächst mit dem Caput iliacum und bildet nun mit ihm zusammen eine Art Muskelmantel, der das distale Ende des Caput femorale bedeckt. Weiter distal folgt dann noch die Verschmelzung dieses Muskelmantels mit dem Caput femorale. In die gemeinsame, flächenhafte Endsehne, welche das Kniegelenk von vorne her bedeckt, ist ziemlich hoch oben die Patella eingeschlossen. Die Insertion erfolgt am oberen Ende der Tibia.

Innerviert wird der Extensor femoris triceps zum grössten Teil vom Nervus femoralis. Ich will hier auf diese Innervation etwas genauer eingehen, obwohl später im Zusammenhang mit der Darstellung des Plexus lumbosacralis und der aus ihm hervorgehenden Nerven noch einmal davon die Rede sein wird. Der Stamm des Nervus femoralis, bekanntlich stets ein prozonaler Nerv im Sinne Fürbringers, liegt, nachdem er sich aus dem Plexus formiert hat, in der Furche zwischen den Muskeln 17 (III. Teil des Puboischiofemoralis internus nach Gadow, s. u.) und 18 (Iliofemoralis). Er gibt gleich unterhalb der Spina ossis ilium einen kräftigen Ast an das Caput iliacum, sodann einen schwächeren an das Caput acetabulare und endlich einen sehr starken Ast an das Caput femorale. Die beiden erstgenannten Äste treten von der Unterseite, der letztgenannte vom oberen Ende aus in den betreffenden Muskelkopf ein. Das Caput iliacum wird nun aber auch von einem Nerv versorgt, der aus dem Ischiadicus stammt. Der Nervus ischiadicus liegt nach seinem Austritt aus dem Becken zwischen den Muskeln 14 (Piriformis), 15 (Iliofibularis) und 18 (Iliofemoralis). Er gibt einen Ast ab, der sich sofort in zwei Zweige teilt, von denen der eine den Iliofibularis versorgt, während der andere über die dorsale Fläche des Iliofemoralis laufend, diesen mit ein paar Zweigen versorgt und dann von unten her in den hinteren Teil des Caput iliacum (5 c) des

Extensor femoris triceps eindringt. So wird also ein und derselbe Ursprungskopf eines Muskels (5c) sowohl von dem „prozonalen" N. femoralis als von dem „metazonalen" N. ischiadicus versorgt. Ich bemerke dazu noch ausdrücklich, dass nicht etwa bloss die vorderste, durch eine Furche abgetrennte Portion des Caput iliacum (s. Fig. D) vom Femoralis versorgt wird, sondern der grösste Teil dieses Ursprungskopfes. Übrigens hat schon Osawa mitgeteilt, dass bei Hatteria der Extensor triceps zum Teil vom Nervus cruralis, zum Teil vom Ramus ileotibialis des N. peronaeus communis versorgt werde. Diese und zahlreiche andere Tatsachen, mit denen wir noch werden bekannt werden, sind deshalb von der grössten Wichtigkeit, weil sie zeigen, dass der Argumentation Fürbringers in Beziehung auf die prozonalen, diazonalen und metazonalen Nerven, abgesehen von der topographischen Bedeutung, die man seit langem kannte, keinerlei Wichtigkeit zukommt.

Osawa unterscheidet bei Hatteria die drei Ursprungsköpfe des Triceps als Musc. pubotibialis (mein Caput acetabulare), M. ileotibialis (mein Caput iliacum) und M. femorotibialis (mein Caput femorale). Der erstere heisst bei Fürbringer Ileopectineotibialis s. Rectus femoris internus, bei Gadow M. ambiens, bei Mivart Rectus femoris. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass er in der Tat dem Rectus femoris der Säugetiere entspricht. — Das Caput iliacum nennt Fürbringer Ileotibialis; ähnlich bezeichnet es Gadow als M. extensor iliotibialis, Mivart mit grossem Vorbehalt („I am very doubtful" etc.) als Glutaeus maximus. — Das Caput femorale heisst bei Fürbringer Femoro-tibialis externus und internus, bei Gadow einfach Femoro-tibialis. Mivart unterscheidet an ihm einen Vastus externus und internus und einen Crureus; er hebt aber ausdrücklich hervor, dass diese drei Muskeln aufs innigste zusammenhängen. Vom Vastus externus

heisst es z. B.: he „is so intimately connected with the Crureus as scarcely to of definition“ (l. c. p. 791). Es kann wohl kaum zweifelhaft sein, dass sich Mivart durch die Tatsachen der menschlichen Anatomie zur Teilung des Caput femorale in drei Portionen verleiten liess. Möglicherweise ist aber die Verschmelzung der Vasti bei den Eidechsen zu einer einheitlichen Muskelmasse als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen. Gadow und Sieglbauer teilen wenigstens mit, dass bei den Schildkröten das Caput femorale meistens in drei Teile geteilt sei. — Das Caput acetabulare der Schildkröten zeigt dagegen wesentlich dasselbe Verhalten, wie bei den Eidechsen und auch den Säugetieren. — Von grösster Wichtigkeit dagegen erscheint die von Sieglbauer erwähnte Tatsache, dass das Caput iliacum des Extensor femoris triceps, das er ähnlich wie Gadow als Iliotibialis bezeichnet, bei den Schildkröten eine viel grössere Selbständigkeit besitzt als bei den Sauriern. Ursprung und Lage dieses Caput iliacum, vor allem aber seine Verhältnisse bei den Schildkröten lassen es im hohen Grade wahrscheinlich erscheinen, dass die schon von Mivart, freilich noch mit grosser Vorsicht und Zurückhaltung — er kannte den Muskel bei den Schildkröten noch nicht — geäusserte Ansicht, man habe in ihm das Homologon des Glutaeus maximus zu erblicken, zu Recht besteht.

Muskel 18 (Iliofemoralis (= Glutaeus medius + minimus?)). Der Muskel 18 entspringt von der Aussenfläche des Os ilium, wird zum grössten Teil vom Caput iliacum des Extensor femoris triceps (5 c) bedeckt, nimmt das dreieckige Feld zwischen Caput femorale (5 b) und Iliofibularis (15) (Fig. E) ein und inseriert sich fibularwärts vom Ursprung des Caput femorale des Triceps am Femur. Der Muskel wurde schon von Mivart mit Vorbehalt für ein Homologon des Glutaeus medius bezeichnet; ebenso von Gorski und Fürbringer.

Nach Ursprung und Insertion kann er als Iliofemoralis bezeichnet werden, wie dies auch von Fürbringer und Gadow geschehen ist und wie ihn auch Sieglbauer bei den Schildkröten genannt hat. — Auch dieser Muskel wird, ähnlich wie das Caput iliacum des Extensor triceps, sowohl von einem Ast des N. femoralis, als von einem solchen des N. ischiadicus versorgt. Ähnlich verhält sich nach Gadow der homologe Muskel der Krokodile und Schildkröten und nach de Man auch derjenige der urodelen Amphibien. Bei den Sauriern hat Gadow den aus dem Femoralis kommenden Ast übersehen und lässt daher den Muskel bloss vom Ischiadicus versorgt werden.

Gadow meint nun nach der doppelten Innervation — aus dem prozonalen Femoralis und dem metazonalen Ischiadicus — an dem Muskel eine Pars cruralis und Pars ischiadica unterscheiden und annehmen zu müssen, dass bei der Umbildung des Muskels zum Glutaeus medius und minimus der Säugetiere die Pars cruralis verkümmert und schliesslich ganz geschwunden sei, während die Pars ischiadica allein erhalten geblieben sei und sich zu den genannten Muskeln weitergebildet habe (l. c. p. 388). Zu so gewagten Schlüssen führt eine Argumentation nach Fürbringer.

Muskel 16 und 17 (Puboischiofemoralis dors. s. int. (= Iliopsoas?)). Die beiden Muskeln 16 und 17 gehören, obwohl sie durch eine tiefe Furche voneinander getrennt sind und dadurch den Eindruck selbständiger Muskelindividuen machen, bei Iguana entschieden zusammen. Ganz abgesehen von der gleichen Innervation, die für sich allein nicht beweisend wäre, haben sie gleiche Insertion, lassen sich am Ursprung zum Teil nur schwer voneinander trennen und zeigen endlich auch sonst die gleichen topographischen Beziehungen. Der schwächere der beiden Muskeln oder die schwächere Portion des einheitlichen Muskels ist Muskel 16. Er legt sich

in eine breite, tiefe Rinne des Muskels 17 ein, der sowohl am Vorder- als am Hinterrand von Muskel 16 sichtbar wird. (Ersteres Verhalten ist auf den Figuren nicht zu sehen, weil der Muskel 16 etwas nach vorn gedrängt wurde, um den Muskel 17 in grösserer Ausdehnung sichtbar zu machen.) Beide Muskeln oder Muskelportionen (16 und 17) entspringen innen am Becken, und zwar 16 von der Innenfläche der Symphysis ossium pubis, der viel kräftigere 17 dagegen sowohl vom Schambein als vom Sitzbein und der Membrana obturatoria. Muskel 17 ist dreieckig, Muskel 16 langgestreckt walzenförmig. (Dass Muskel 17 dreieckig ist, konnte auf den Figuren nicht zum Ausdruck gebracht werden, da er von Muskel 16 überlagert wird und überdies, um dies zu zeigen, in anderer Ansicht, als der, in welcher seine Gesamtform sichtbar ist, gezeichnet werden musste.) Die Muskeln 16 und 17 sind von denen der Gegenseite durch eine sehnige Raphe getrennt. Sie inserieren sich gemeinsam an der tibialen Fläche des Femurs, distal vom Trochanter. Dabei ist aber zu erwähnen, dass der tiefste Teil des Muskels 17 in eine eigene, sehr kräftige Sehne übergeht, die ganz selbständig, also unabhängig von der Sehne des übrigen Muskels (die sich, wie gesagt, mit der Sehne des Muskels 16 vereinigt) weiter nach aussen und dorsal von der letzteren an dem dorsalen Ende des Femurs ansetzt. Zwischen 16 und 17 läuft der Nervus iliacus, um an beide Äste abzugeben. Ich bemerke, dass dieser Nerv aus dem 23. oder aber aus dem 23. und 24. Spinalnerv kommt und der dorsalen Plexusschichte angehört.

Die, wie erwähnt, von der Innenfläche der vorderen Beckenwand entspringenden Muskeln wenden sich über die Linea terminalis nach aussen zum Oberschenkel. Es folgen demnach hier zwischen Tuberculum laterale ossis pubis und Spina anterior ossis ilium von der ventralen zur dorsalen Seite aufeinander: Muskel 1 (Pectineus), Muskel 16 und 17. Nach









C. Rabl del.

Verlag v. J. F. Bergmann Wiesbaden.

Ursprung und Insertion kann man den Muskel 16 als Pubofemoralis, den Muskel 17 als Puboischiofemoralis bezeichnen; oder, wenn man die Einheitlichkeit der beiden Muskeln betonen will, kann man den Muskel 16 Portio pubica, den Muskel 17 Portio ischiopubica eines M. puboischiofemoralis nennen. Zum Unterschied vom Muskel 2a + 2b (Puboischiofemoralis ventralis s. externus) muss man dann den Muskel 16 + 17 als Puboischiofemoralis dorsalis s. internus bezeichnen. Muskel 16 entspricht der zweiten Portion des Iliopsoas Mivarts, Muskel 17 der dritten und vierten. Es scheint, dass die vierte Portion Mivarts dem dorsal von der Eintrittsstelle des Stammes des N. obturatorius ant. s. proprius (s. u.) gelegenen Teil des Muskels 17 entspricht. — Muskel 16 entspricht dem II. Teil des Puboischiofemoralis internus Gadows und Muskel 17 dem III. Teil. Der Puboischiofemoralis internus Gadows ist also den Muskeln 1 + 16 + 17 gleichzusetzen. — Bei den Schildkröten ist, wie vor allem die Untersuchungen Sieglbauers ergeben haben, der dem Muskel 16 entsprechende Teil des Puboischiofemoralis dors. s. int. wohl entwickelt. Schon Bojanus hat ihn bei Emys als Homologon des Iliopsoas der Säugetiere aufgefasst, eine Ansicht, die, wie auch Sieglbauer betont, sehr viel für sich hat. Auch ich schliesse mich dieser Auffassung an.

Muskel 19 (Obturator internus) (Fig. C). Am hinteren Rande des Sitzbeins, dorsal von der Tuberositas ossis ischii, sowie auch an der daran anstossenden inneren, dem Becken zugewendeten Fläche dieses Knochens entspringt der Muskel 19. Er zieht quer nach aussen und geht nach kurzem Verlauf in eine ausserordentlich kräftige Sehne über, die sich dicht unterhalb der überknorpelten Fläche des Kopfes des Femurs an diesem inseriert. Die Sehne steht augenscheinlich auch mit der Gelenkkapsel in Verbindung. Mivart nennt den

Muskel Obturator internus und hebt auch ganz besonders hervor, wie kräftig seine Sehne ist. — Es kann wohl kaum zweifelhaft sein, dass er wirklich dem Obturator internus entspricht, eine Ansicht, die übrigens schon Stannius geäussert hat. — Fürbringer hat den Muskel als Puboischiofemoralis brevis bezeichnet und für ein Homologon des Obturator externus + quadratus angesehen! Gadow nennt ihn Puboischiofemoralis posterior und vergleicht ihn mit dem Obturator internus + Gemelli + Quadratus femoris.

Muskel 15 (Iliofibularis (= Cap. breve bicipit. ?)). Dieser Muskel entspringt von der lateralen Fläche des Darmbeins und ist an seinem Ursprung mit der Sehnenplatte * (Fig. D und E) fest verbunden. Er zieht zwischen Extensor femoris triceps (5) und einem Teil des Semimembranosus (10) distalwärts, begrenzt die Kniekehle oben lateral und tritt mit seiner kräftigen Sehne zwischen die Muskeln 25 (Peronaeus longus) und 19 a (Caput laterale des Suralis s. Gastrocnemius) hinein (vgl. Fig. M, Taf. XX). Die Sehne wendet sich unter dem Ursprungskopf des Peronaeus longus nach vorn und inseriert sich an der lateralen Fläche des proximalen Endes der Fibula. Nach Ursprung und Insertion muss der Muskel Iliofibularis heissen, wie ihn denn auch schon Fürbringer und Gadow und — bei den Schildkröten — neuerdings auch Sieglbauer genannt haben. Mivart hat ihn als Ilioperoneal bezeichnet. — Schon Bojanus, Stannius und Sanders haben den Muskel für ein Homologon des Biceps femoris der Säugetiere angesehen, eine Auffassung, die aber, wie die Untersuchungen Sieglbauers gezeigt haben, nur zum Teil richtig sein dürfte. Nach diesem Forscher scheint nämlich der Muskel nur dem Caput breve des Biceps der Säugetiere zu entsprechen, eine Auffassung, die allerdings wieder die Annahme in sich schliesst, dass sich hier der Ursprung des Muskels distal verschoben habe. Dem langen Kopf des Biceps

glaubt Sieglbauer den Muskel 10, den ich als Teil des Semimembranosus auffasse und den Gadow als Flexor tibialis externus bezeichnet hat, gleichsetzen zu dürfen. Dadurch nähert sich Sieglbauer der Auffassung Mivarts, der bereits im Muskel 10 der Saurier das Homologon des Biceps erblickte. — Ganz unhaltbar erscheint mir die Auffassung Fürbringers, dass der Iliofibularis dem Glutaeus maximus der Säugetiere entspreche; denselben Gedanken hatte schon vorher Gorski ausgesprochen. Ähnlich meinte später Gadow, der Iliofibularis könnte dem Biceps + Glutaeus maximus des Menschen zum Teil entsprechen (vgl. l. c. p. 385). Wo wir aller Wahrscheinlichkeit nach das Homologon des Glutaeus maximus zu suchen haben, hat schon vor langer Zeit Mivart angedeutet. Davon war bereits bei der Beschreibung des Extensor femoris triceps (Cap. iliac.) die Rede.

## Unterschenkel und Fuss. Beugeseite.

Muskel 19a u. b, Taf. XXI (Suralis). Gleich unter der Haut liegt ein ausserordentlich kräftiger, breiter Muskel, den alle Autoren ohne Ausnahme als Gastrocnemius bezeichnen (19a + b). Wenn es nun aber auch keinem Zweifel unterliegen kann, dass aus einem Teil dieses, allen Reptilien und Amphibien zukommenden Muskels der Gastrocnemius der Säugetiere hervorgegangen ist, so muss doch andererseits betont werden, dass auch der Soleus und Plantaris in diesem Muskel stecken und sich aus Teilen von ihm entwickelt haben, dass also der Name Gastrocnemius nicht wohl auf den ganzen Muskel anwendbar ist. Aber auch der Name Triceps surae, der für den Gastrocnemius + Soleus gebräuchlich ist, kann hier nicht verwendet werden, da der Muskel nicht mit drei, sondern mit zwei Köpfen den Ursprung nimmt. Am zweckmässigsten dürfte für ihn vielleicht der Name Suralis sein, der allerdings nur die Lage angibt, und weder auf Ursprung,

Insertion oder Form, noch auch auf Funktion Rücksicht nimmt.

Der Muskel entspringt, wie gesagt, mit zwei Köpfen, die ich als Caput femorale (19 a) und Caput femorotibiale (19 b) bezeichnen will. Da der letztere Kopf oberflächlicher liegt, als das Caput femorale, will ich mit seiner Beschreibung beginnen.

A. Caput femorotibiale (19 b, Fig. F u. G, Taf. XXI). Dieses entspringt mit einer sehr kräftigen Sehne am tibialen (medialen) Condyl des Femurs, dann von einem langen Sehnenbogen (×× Fig. F), der hinter dem Ligamentum collaterale tibiale des Kniegelenkes nach abwärts zieht, um sich unterhalb der Insertion der gemeinsamen Endsehne der Muskeln 4 (Puboischiotibialis = Gracilis) und 9 (II. Teil des Flexor tibialis internus = Semitendinosus) an der Tibia zu inserieren. Von dieser Sehne zweigt ein Fascikel zum Sehnenbogen ab. Von dem eigenartigen Verhalten des Muskels 8 (I. Teil des Flexor tibialis internus) zum medialen Suraliskopfe war schon früher die Rede. (Vgl. dazu Fig. C. In Fig. F ist bloss die fibulare, schwächere Portion des Muskels 8 zu sehen, die tibiale ist von den Muskeln 4 und 9 bedeckt.) Schon hoch oben tritt an die fibulare Seite des Caput femorotibiale des Suralis ein kräftiges Bündel der Sehne des Muskels 10 (I. Teil des Semimembranosus) (vgl. Fig. C u. F *). Dieses Bündel ist an der Unterseite von 19 b als ein scharf begrenzter Streif bis ans untere Ende des Unterschenkels zu verfolgen.

Beim Übergang des Muskelfleisches in die Sehne, also im unteren Drittel des Unterschenkels, finden sich mehrere schlitzförmige Öffnungen (vgl. Fig. F), die wohl meistenteils zum Durchtritt feiner Nervenzweige dienen mögen.

Die flächenhaft ausgebreitete, aponeurotische Sehne des Caput femorotibiale verschmilzt zum Teil unmittelbar mit der Sehne, in die das Caput femorale des Suralis übergeht. Dies gilt für den mit einem Kreuzchen (†) (Fig. F) bezeichneten Teil.

Nach der fibularen Seite zu ist die Aponeurose, in die das Caput femorotibiale (19 b) übergeht, dicker; sie tritt über die Tuberositas ossis tarso-metatarsalis V hinüber und spaltet sich dann in zwei Schenkel (Fig. F), von denen der eine an den fibularen Rand der kleinen Zehe läuft, während der andere, viel breitere, in die Plantaraponeurose übergeht (Ap Fig. F).

B. Caput femorale (Gadow und Osawa) (19 a, Fig. F u. G). (M. epitrochleo-metatarsalis ventralis fibularis s. gemellus externus Fürbringer, Gastrocnemius lat. Mivart.) Das Caput femorale des Suralis ist kräftiger als das Caput femorotibiale und entspringt mit einer sehr kräftigen Sehne oberhalb des Condylus lateralis des Femurs. Die Ursprungssehne ist dort, wo sie über den überknorpelten Condyl des Oberschenkels hinwegzieht, faserknorpelig modifiziert. Sie zieht, in eine tiefe Furche der Unterfläche des Muskels eingebettet, bis gegen den Tarsus hinab. Die Insertionssehne ist flach, entwickelt sich schon oberhalb der Mitte des Unterschenkels und geht in der Fusssohle in die Aponeurosis plantaris über. Sie ist es, die die eigentliche Grundlage dieser Aponeurose bildet, mit der dann allerdings auch die Aponeurose der oberflächlichen Portion (19 b) verschmilzt. Die Plantaraponeurose ist über der tibialen Hälfte der Fusssohle sehr dünn und schickt hier nur auf die zur zweiten Zehe ziehende Portion des Flexor plantaris einen stärkeren zungenförmigen Lappen (vgl. auch Fig. H). Über der fibularen Hälfte der Fusssohle dagegen ist sie ungemein kräftig und zum Teil zu Strähnen geordnet, die gegen die dritte und vierte Zehe ziehen und hier direkt in einige der Perforatussehnen übergehen. Die Aponeurose ist hinten mit dem unter ihr liegenden Flexor plantaris fest verwachsen. Dieser Muskel entspringt zum Teil direkt von der Unterfläche der Aponeurose; davon wird später die Rede sein. Aber noch ein anderes Verhalten der Insertionssehne des Caput femorale des Suralis

(also abgesehen von der Art ihres Überganges in die Plantaraponeurose) ist zu erwähnen. Vorausschicken möchte ich, dass bei Iguana das Tarsometatarsale V von der plantaren Seite ungefähr das Bild gibt, wie bei Calotes und das man auch vom Tarsometatarsale V zahlreicher anderer Lacertilier erhält. Der Knochen besitzt also, ausser der ganz fibularwärts stehenden Tuberositas noch einen plantarwärts gerichteten, hakenförmigen Fortsatz, einen Processus hamatus oder uncinatus. Ungefähr dort nun, wo an der Oberfläche der Fusssohle der Übergang der Sehne des Caput femorale (19 a) in die Plantaraponeurose erfolgt, zweigen sich in der Tiefe Sehnenbündel ab, die im Bereiche des mit zwei Kreuzchen (††) bezeichneten Feldes der Fig. F eine feste Verbindung mit der Tuberositas und dem Processus hamatus des Tarsometatarsale V finden. Dadurch gewinnt also der Suralis, und zwar in erster Linie sein Caput femorale (19 a) eine feste Insertion an diesem Knochen. Unmittelbar vor dieser Insertionsstelle nimmt auch ein Teil der Bündel des Flexor plantaris vom Knochen den Ursprung.

Endlich ist noch zu erwähnen, dass sich am unteren Ende des Unterschenkels vom fibularen Rande der Sehne des Caput femorale (19 a) des Suralis eine Sehnenplatte abzweigt, welche mit einer ähnlichen Abzweigung der Sehne des Peronaeus longus vereinigt, zwischen oberflächlicher und tiefer Beugemuskulatur schräg abwärts an die Tibia und den tibialen Rand des Tarsale proximale zieht und auf diese Weise das mit 11 (Fig. F u. G) bezeichnete Ligament, das man als Ligamentum laciniatum bezeichnen mag, bildet, das die Sehnen des Flexor digitorum communis longus (20) und des Tibialis posterior (21) an den Knochen festhält. Durch diese Abzweigung gewinnt also das Caput femorale des Suralis auch Befestigung an der Tibia und dem Tarsale proximale.

M u s k e l 27 (Flexor plantaris). Der Muskel 27, den ich

als Flexor plantaris (Flexor digitorum sublimis der meisten Autoren, Plantaris bei Mivart) bezeichne, stellt die eigentliche Fortsetzung des Suralis (Gastrocnemius aut.), und zwar vor allem seines Caput femorale oder laterale (19a) dar. Mivart sagt geradezu: „This muscle is at its origin so intimately connected with the outer head of the gastrocnemius, that it is with some hesitation that I describe it by a distinct name“ (l. c. p. 795). Die Beschreibung, die Mivart von dem Muskel gibt, ist aber leider recht ungenau.

Ich finde folgendes Verhalten.

Der Flexor plantaris besteht aus drei Portionen, die für die erste, zweite und dritte Zehe bestimmt sind. Vierte und fünfte Zehe erhalten keine Sehnen aus dem Flexor plantaris. Der Muskel entspringt der Hauptsache nach von der Sehne des Caput femorale des Suralis, und zwar zum Teil direkt von deren Unterseite, zum Teil vom hintersten Ende der Aponeurosis plantaris, in die, wie erwähnt wurde, die Sehne des Suralis übergeht. Die Aponeurose hängt nur an ihrem hintersten Ende mit dem Flexor plantaris zusammen und lässt sich im übrigen überall glatt und leicht von ihm trennen. Wie gleich gezeigt werden wird, geht sie direkt in eine Anzahl von Perforatussehnen über.

Wenn man den Suralis in der Mitte durchschneidet und seine distale Hälfte, nachdem man die Verbindung der Sehne mit dem Tarsometatorsale V (bei ††) durchtrennt hat, über den Fuss nach abwärts schlägt, so sieht man, dass das Muskelfleisch des Caput femorale (19a) von dem des Flexor plantaris nur durch einen schmalen, einer Inscriptio tendinea nicht unähnlichen Streifen der Sehne des Suralis getrennt ist. Diese Inscriptio tendinea zieht in schiefer Richtung absteigend von der tibialen zur fibularen Seite. Ein Teil des Flexor plantaris, und zwar diejenige Portion des Muskels, die für

die dritte Zehe bestimmt ist, nimmt aber auch direkt vom Knochen, und zwar vom Processus hamatus des Os tarsometatarsale V den Ursprung. — Der Flexor plantaris lässt nun, wie zum Teil schon in Fig. H zu sehen ist, drei Portionen unterscheiden, von denen die, welche zur ersten Zehe geht (H, I), die grösste Selbständigkeit besitzt und sich proximalwärts weit vom übrigen Muskel trennen lässt. Wie schon gesagt, wird der Muskel zum Teil von der Aponeurosis plantaris bedeckt, die in der fibularen Hälfte besonders kräftig entwickelt und zu Strähnen angeordnet ist, die in der Richtung gegen die dritte und vierte Zehe verlaufen.

Im Detail verhält sich der Flexor plantaris folgendermassen: 1. Die Portion für die erste Zehe (I, Fig. F u. H) bedeckt fast völlig die Flexor-longus-Sehne ($L_1$) und inseriert sich an der tibialen Seite der Basis der Grundphalange der ersten Zehe (vgl. dazu die Figuren H und J). Viel komplizierter ist das Verhalten der folgenden Portionen. 2. An der Portion für die zweite Zehe kann man eine schwächere tibiale (II t) und eine stärkere fibulare Hälfte (II f) unterscheiden. Die schwächere tibiale lässt zwei Sehnen hervorgehen, von denen die eine (II $t_1$, Fig. H u. J) mehr ventral, die andere (II $t_2$) mehr dorsal gelegen ist. Die kräftigere fibulare Hälfte lässt nur eine einzige Sehne (II f) hervorgehen und diese verbindet sich dorsal von der Longussehne mit der Sehne II $t_1$, also mit der oberflächlichen der beiden tibialen Sehnen. Die daraus hervorgehende gemeinsame Sehne inseriert sich an der Basis der zweiten Phalange. Die Sehne II $t_2$ dagegen inseriert sich für sich allein an der Basis der Grundphalange und geht zugleich auch in das Ligamentum vaginale der Longussehne über. Durch den Schlitz, den die Sehnen II $t_1$ und II f einschliessen, tritt die Longussehne $L_2$ hindurch. Von den Beziehungen der Lumbricales zu den Sehnen des Flexor plantaris wird später die Rede sein. — 3. Auch an der Portion für die dritte Zehe

kann man eine tibiale und fibulare Hälfte unterscheiden. Beide sind ungefähr gleich stark. Die tibiale wird zum Teil, die fibulare ganz von der Plantaraponeurose bedeckt. Die tibiale lässt zwei, die fibulare eine Sehne hervorgehen. Die tibiale Sehne III $t_1$ verbindet sich nach kurzem Verlauf mit der Sehne der fibularen Portion oder aber, wie in dem abgebildeten Fall mit einer Sehne, die aus der Verbindung der Sehne der fibularen Portion mit einem Fascikel der Plantaraponeurose hervorgeht. In der Zeichnung H ist nur dieser Fascikel (III $f_1$ *) zu sehen, während die Sehne der fibularen Portion von diesem Fascikel bedeckt wird. Die Verbindung von III $t_1$ und III $f_1$ liegt wieder dorsal von der Longussehne ($L_3$), die durch den Schlitz hindurchtritt. Mit dem Anfang der Perforatussehne für die dritte (vorletzte) Phalange verbindet sich die aus dem zweiten Lumbricalis kommende Sehne (vgl. das Übersichtsbild Fig. J. Hier ist diese Lumbricalissehne an der Basis der dritten Zehe mit $l_2$ bezeichnet. Die Sehne des ersten Lumbricalis ist mit $l_1$ bezeichnet). Die aus der tibialen Portion hervorgehende Sehne III $t_2$ verbindet sich mit einem Fascikel der Plantaraponeurose (III $f_2$) und die daraus hervorgehende Sehne setzt sich an der Basis der zweiten Phalange an. An der Basis der dritten Phalange setzt sich die aus der Verbindung von III $t_1$ und III $f_1$ entstehende Sehne an und an der Basis der vierten oder Endphalange die dritte Longussehne $L_3$. Der Schlitz zwischen den Sehnen III $t_2$ und III $f_2$ ist weiter, als der zwischen den Sehnen III $t_1$ und III $f_1$; durch den ersteren tritt der zweite Schlitz und durch diesen die Longussehne hindurch. — 4. Mit dem aus der Plantaraponeurose kommenden Fascikel IV $t_1$ verbindet sich eine aus dem dritten Lumbricalis kommende, in der Tiefe liegende und in der Ansicht H nicht sichtbare Sehne. Der dritte Lumbricalis umgibt scheidenartig die Longussehne. Die Sehne IV $t_1$ (vgl. das Übersichtsbild J) inseriert sich an der Basis der vierten Phalange.

Der aus der Plantaraponeurose kommende Fascikel IV $t_2$ verbindet sich mit dem eben daher kommenden Fascikel IV f und die daraus hervorgehende Sehne setzt sich an der Basis der dritten Phalange an. Durch ihren Schlitz tritt die Sehne, die zur vierten Phalange zieht. IV $t_3$ ist gleichfalls ein aus der Plantaraponeurose kommender Fascikel und setzt sich, ohne weitere Verbindungen einzugehen, an der Basis der zweiten Phalange an. — Ausser den bereits genannten Fascikeln der Plantaraponeurose sind noch zwei kräftige Faserzüge derselben zu erwähnen, von denen der eine an die fibulare Seite der Grundphalange der dritten, der andere an die tibiale Seite der Grundphalange der vierten Zehe zieht (Übersichtsbild J bei *). Sie liegen in der Tiefe und sind auf dem Bilde H nicht zu sehen.

Das ganze, ohnedies schon ungemein komplizierte Bild wird, wie wir sehen werden, noch durch die den Longussehnen angeschlossenen Lumbricales nicht unerheblich weiter kompliziert. — Von ganz besonderer Wichtigkeit in allgemeiner Beziehung ist es, dass ein Teil der Perforatussehnen direkt aus der Plantaraponeurose hervorgeht. Diese Perforatussehnen sind also im Grunde genommen Endsehnen des Suralis (Gastrocnemius aut.) und so erscheint also dieser als ein Beuger der Zehen. Dies gilt für alle Perforatussehnen der vierten Zehe und für die mit III $f_2$ bezeichnete Perforatussehne der dritten Zehe. Die mit einem Sternchen versehene Perforatussehne der dritten Zehe kommt gleichfalls aus der Plantaraponeurose, vereinigt sich aber in dem abgebildeten Fall mit der aus der fibularen Hälfte der dritten Flexor plantaris-Portion kommenden Sehne. Die Sehne III $f_1$* kann fehlen, wie ich dies an einem zweiten Exemplar beobachtet habe. Ist sie vorhanden, so haben wir: erstens Perforatussehnen, die nur aus dem Flexor plantaris

kommen (I t, II $t_1$, II $f_1$, II $t_2$, III $t_1$ und III $t_2$); zweitens eine Sehne, die zum Teil aus dem Flexor plantaris, zum Teil aus der Plantaraponeurose hervorgeht (III $f_1$), endlich drittens Sehnen, die ausschliesslich Fortsetzungen der Plantaraponeurose sind (III $f_2$, IV $t_1$, IV $t_2$, IV $t_3$, IV f). Die Sehne $l_3$ kommt aus dem dritten Lumbricalis, der die Longussehne der vierten Zehe scheidenartig umschliesst und sich dann mit IV $t_1$ aus der Plantaraponeurose verbindet.

Zu allen diesen Sehnen kommen dann noch zwei, die zu den Basen der Grundphalangen der dritten und vierten Zehe gehen (*). Endlich treten an die Sehnen II $t_1$, III $t_1$ und IV $t_1$ noch Lumbricalissehnen heran, wovon gleich unten die Rede sein soll.

Muskel 20 (Flexor digitorum communis long.). Mit dem gleichen Namen wird der Muskel von Günther bezeichnet. Mivart, Gadow u. a. nennen ihn, etwas kürzer, Flexor longus digitorum, Fürbringer Epicondylo-metatarsalis digitalis ventralis sublimis et profundus s. Flexor perforatus + perforans. Der Muskel verhielt sich an den beiden von mir daraufhin untersuchten Exemplaren nicht ganz gleich. An beiden konnte ich aber ein Caput femorale, Caput fibulare proprium, Caput fibulare accessorium s. inferius und Caput plantare unterscheiden.

1. Caput femorale (Fig. G, 20 b). Dieses entspringt vom Epicondylus fibularis femoris, bei dem einen Exemplar gemeinsam mit dem Caput femorale des Suralis (19 a) (abgebildeter Fall), bei dem andern von ihm getrennt. 2. Caput fibulare proprium (20 a). Dieses bildet die Hauptmasse des Muskels. Es entspringt vom oberen Drittel oder der oberen Hälfte der Fibula, schliesst sich dicht an das Caput femorale an und liess sich bei dem einen Exemplar (abgebildet) leicht von dem darunter liegenden Tibialis posterior trennen. Bei dem andern aber war es in grosser Ausdehnung mit ihm

verbunden. An der hinteren Fläche des Tibialis posterior entwickelt sich eine breite Sehne, zu der einerseits Bündel aus dem Caput femorale und fibulare proprium des Flexor longus herantreten, und die andererseits wieder zum grössten Teil in die Hauptsehne des Flexor longus übergeht. So sind also Flexor longus und Tibialis posterior aufs innigste miteinander verbunden, was auf ihre ursprüngliche Zusammengehörigkeit, also einen gemeinsamen Ursprung beider hinweist, an den auch bei den höheren Formen noch manche Eigentümlichkeiten erinnern. 3. Caput fibulare accessorium s. inferius (20c). Entspringt vom untersten Ende der Fibula, vom Tarsale proximale und von der tiefen Fläche des Ligamentum laciniatum und geht von der dorsalen Seite her in die Hauptsehne des Muskels über. Diese zieht unter dem Ligamentum laciniatum, das der Hauptsache nach aus einer breiten Abzweigung der Sehne des Peronaeus longus, die schief zur Tuberositas ossis metatarsi I zieht, besteht, in die Fusssohle und verbreitert sich hier zu einer dreieckigen Platte. Aus dem fibularen Rande dieser Platte geht, mehr selbständig, die Sehne für die kleine Zehe hervor; im übrigen geht die Platte in vier kräftige Sehnen über, die sich an den Basen der Endphalangen der ersten bis vierten Zehe inserieren (s. Fig. G). Zu den drei beschriebenen Köpfen kommt nun aus der Fusssohle noch das 4. Caput plantare (20d) (s. tarsale aut.) hinzu. Dieses entspringt als eine kräftige Muskelmasse an der tibialen Seite der Tuberositas ossis metatarsi V und zieht schräg distal- und tibialwärts auf die dorsale Seite der Sehnenplatte des Flexor longus. Dabei besitzt die fibularwärts entspringende, spindelförmige, hinten schmal entspringende Portion 20d″, welche zu der Longussehne für die vierte Zehe geht, eine grössere Selbständigkeit als die Portion 20d′. Diese endigt an der dorsalen Seite der

Sehnenplatte (daher auf der Figur das Ende nicht sichtbar) mit einer, am Ende hakenförmig umgebogenen schiefen Linie, die von der tibialen nach der fibularen Seite zieht. (Von der Portion 20 d' ist auf der Fig. G nur sehr wenig zu sehen, da sie fast ganz von der Sehnenplatte des Flexor longus bedeckt ist.) — Unmittelbar distal vom Ansatz des Caput plantare entspringt von der dorsalen Seite der Sehnenplatte eine Muskelmasse, deren, der Longussehne der vierten Zehe angeschlossene Portion wieder eine grössere Selbständigkeit besitzt als der übrige Muskel. Diese Muskelmasse stellt die Lumbricales dar, die also den Longussehnen angeschlossen sind. Ihr Verhalten ist ein ziemlich kompliziertes. Die ganze Lumbricalismasse ist nämlich in drei Ursprungsköpfe geteilt; jeder der drei Köpfe lässt aber zwei Muskelbäuche hervorgehen, einen oberflächlichen und einen tiefen. Der oberflächliche umhüllt scheidenartig die Longussehne für die zweite, dritte und vierte Zehe und ist in G bei $l_1$, $l_2$ und $l_3$ zu sehen. Die Sehnen dieser drei oberflächlichen Lumbricales gehen in der im Schema J angegebenen Weise in die Perforatussehnen für die vorletzten Phalangen über. In dieser Beziehung zu den Perforatussehnen der vorletzten Phalangen der 2., 3. und 4. Zehe liegt also ein gemeinsames Merkmal der drei oberflächlichen Lumbricales. — Die tiefen Muskelbäuche setzen sich an den Basen der Grundphalangen der betreffenden Zehen an und besitzen zugleich Beziehungen zu den Gelenkkapseln. Diese tiefen Muskelbäuche kommen erst zur Ansicht, wenn man die Longussehnen gegen die Zehen zurückschlägt. Nur ein kleiner Teil des Lumbricalis profundus der vierten Zehe ist in Fig. G bei l× zu sehen. In den Figuren K und L sind die drei Lumbricales profundi kurz vor ihrer Insertion abgeschnitten und ihre distalen Enden bei l× zu sehen.

So kann man also drei oberflächliche und drei tiefe

Lumbricales unterscheiden, die an ihrem Ursprung zusammenhängen. Die drei oberflächlichen gehen Beziehungen zu den Perforatussehnen ein und inserieren sich mit diesen an den Basen der vorletzten Phalange der zweiten, dritten und vierten Zehe (demnach an der 2. Phalange der 2., an der 3. Phalange der 3. und an der 4. Phalange der 4. Zehe); die drei tiefen haben mit den Perforatussehnen nichts zu tun und inserieren sich an der Basis der Grundphalange der gleichen Zehen. Erste und letzte Zehe sind also frei von Lumbricales.

Mivart gibt von dieser ganzen Muskelmasse eine Beschreibung, die ohne Kenntnis der tatsächlichen Verhältnisse leicht zu Missverständnissen führen kann. Er beschreibt zwei Lumbricales, die den Perforanssehnen der 3. und 4. Zehe angeschlossen sind und ausserdem noch drei „other narrow flat muscular bands“, die von den Perforanssehnen der 3., 4. und 5. Zehe entspringen und zu den Grundphalangen dieser Zehen ziehen sollen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die letzteren drei Muskeln die tiefen Lumbricales, die ersteren zwei die oberflächlichen sind. Der oberflächliche Lumbricalis der zweiten Zehe, der auch an dem einen der beiden von mir untersuchten Exemplare sehr klein war, hat vielleicht an dem Exemplar Mivarts gefehlt, sowie denn auch ich an einer Uromastix Hardwickii nur zwei oberflächliche Lumbricales gefunden habe. Dass die tiefen Lumbricales, die Mivart mit keinem Namen belegt, der 3., 4. und 5. Zehe angehören sollen, kann nur auf einem Schreibfehler beruhen, da, wie gesagt, die fünfte Zehe überhaupt keinen Lumbricalis, weder einen oberflächlichen, noch einen tiefen besitzt. — Die Nerven, die die Lumbricales versorgen, treten zwischen den Adductoren der Zehen hindurch, also von der dorsalen, oberen Seite her in die Muskeln ein; davon wird später noch die Rede sein.

Muskel 21 (Tibialis posterior) (Fig. F u. G). Dieser

Muskel wird allgemein als Tibialis posterior bezeichnet, und auch ich will diesen Namen beibehalten, obwohl derselbe eigentlich ganz unzutreffend ist. Der Muskel entspringt nämlich fast von der ganzen Länge der Fibula und hat am Ursprung mit der Tibia gar nichts zu tun. Er ist der kräftigste der tiefen Beugemuskeln des Unterschenkels, breit und flach, wird von hinten her zum grössten Teil vom Flexor digitorum communis longus (20) bedeckt, kommt aber in der Ansicht der Figur G sowohl am tibialen als fibularen Rande desselben zum Vorschein. Dass er mit dem Flexor longus sehr innig verbunden sein kann, wurde schon erwähnt. Seine Sehne zieht über die hintere Seite des Intertarsalgelenkes, ist dort mit der Gelenkkapsel aufs innigste verbunden, und zwar in einer Weise, dass man sagen könnte, sie bilde eigentlich die Kapselwand und umschliesst hier ein faserknorpeliges Sesambein. Ein starker Sehnenzug läuft nach der ersten Zehe und ist hier mit den kurzen Muskeln derselben fest verbunden. Das weitere Verhalten der Sehne ist erst nach Abtragung der Adductoren der Zehen sichtbar. Man sieht dann, dass die Sehne an die tibiale Seite der Basis des Metatarsus der ersten Zehe tritt, ausserdem aber auch zwei kräftige Fascikel zu den Basen der Metatarsen der 2. und 3. Zehe schickt. — Es kann kaum zweifelhaft sein, dass der Muskel nur zum Teil dem Tibialis posterior der Säugetiere entspricht; wahrscheinlich repräsentiert er auch noch — aber auch wieder nur zum Teil — den Flexor hallucis longus. Dafür spricht sein Ursprung und seine Beziehung zum Flexor hallucis brevis (30), von der gleich die Rede sein wrid. Die eigentliche Longussehne der ersten Zehe geht aber, wie schon gesagt, aus dem Flexor digit. comm. longus hervor.

Muskel 24 (Popliteus) (Fig. G). Es kann wohl nicht zweifelhaft sein, dass dieser Muskel dem Popliteus der Säugetiere entspricht, weshalb ich diesen Namen auch bei-

behalten will. Er ist von dreieckiger Form, entspringt oben schmal von der Fibula, zum Teil mit dem Tibialis posterior und, bei dem zweiten Exemplar, mit dem Flexor digitorum comm. longus verbunden, und zieht zur hinteren Fläche des proximalen Drittels (oder etwas darüber) der Tibia. Seine obersten Fasern verlaufen rein quer von der Fibula zur Tibia, die folgenden immer mehr schräg nach abwärts, die untersten sehr steil. Fürbringer nennt den Muskel Fibulo-tibialis superior. Er unterscheidet sich vom Popliteus der Säugetiere eigentlich nur insofern, als er nicht vom Oberschenkel, sondern von der Fibula entspringt; seine übrigen topographischen Beziehungen sind aber die gleichen.

Im unteren Drittel des Unterschenkels werden Fibula und Tibia ausserdem noch durch einen ziemlich kräftigen Muskel verbunden, der dem Pronator profundus (s. quadratus) des Vorderarmes sehr ähnlich ist und wohl auch mit diesem Namen bezeichnet werden kann. Er führt bei den meisten Autoren den Namen M. interosseus; Fürbringer nennt ihn Fibulo-tibialis inferior. Seine obersten Fasern ziehen schief abwärts von der Fibula zur Tibia, seine unteren rein quer. Er ist auf den Figuren nicht zu sehen, da er vollständig vom Tibialis posterior verdeckt wird. Er gehört sowohl morphologisch als physiologisch mit dem Popliteus zusammen.

Muskel 28. Adductor digitorum communis Osawa (M. tarso-digitalis ventralis medius Fürbringer). Unter der Sehnenplatte des Flexor digitorum communis longus, dem Caput plantare und den Lumbricales profundi liegt ein fächerförmiger Muskel (28, Fig. K), der am Os tarsometatarsale V entspringt und sich in vier Portionen teilt, die zu der fibularen Seite der Basis der Grundphalange der 1., 2., 3. und 4. Zehe zieht, um sich daselbst zu inserieren. Die Portion für die vierte Zehe ist die schwächste. Sie fehlt nach Osawa bei Hatteria. Mivart erwähnt bei Iguana diese

Muskeln nicht besonders, sondern scheint sie den Interossei zuzuzählen. In Fig. L sind ihre durchschnittenen distalen Enden neben den Querschnitten der Lumbricales profundi zu sehen.

Muskel 29. Adductor digiti V proprius. Dieser Muskel liegt viel oberflächlicher und ist auch schon in der Ansicht der Figur G medial und lateral von der Longussehne für die fünfte Zehe zu sehen. In der ganzen Ausdehnung aber tritt er uns in den Ansichten der Figuren K und L entgegen. Er entspringt an der Tuberositas ossis metatarsi V, vor allem an deren tibialen Seite, und besitzt eine Furche zur Einlagerung der Kleinzehensehne des Flexor digit. comm. long. Durch diese Furche wird der Muskel unvollständig in zwei ungleich lange Portionen oder Hälften geteilt; die kürzere, fibulare, setzt sich an der Basis der ersten, die längere, tibiale, an der Basis der zweiten Phalange der fünften Zehe an. Mivart beschreibt den Muskel als Flexor minimi digiti; Osawa als Adductor. Er kann sicher die kleine Zehe sowohl beugen als auch gegen die vierte Zehe adduzieren.

Muskel 30 (Fig. K). Flexor hallucis Osawa s. Abductor hallucis Mivart. Dieser Muskel geht der Hauptsache nach sehnig aus einem Fascikel der Endsehne des Tibialis posterior hervor; ausserdem entspringt er vom Bandapparate der Fusssohle und den Basalia (Tarsalia Gegenb.). Er besitzt eine Rinne zur Einlagerung der Sehne des Flexor digit. comm. long. und inseriert sich an der Basis der Grundphalange der ersten Zehe. Er entspricht wohl sicher dem Abductor + Flexor brevis hallucis der Säugetiere zusammengenommen. Mit der Grosszehenportion des Adductor digitorum communis schliesst er einen nach hinten offenen spitzen Winkel ein, in dem die Interossei zum Vorschein kommen.

Muskel 31 (Fig. G, K und L). Abductor digiti V. (Abductor ossis metatarsi V Mivart, Flexor digiti V Osawa.)

Entspringt von der plantaren Seite des Tarsale proximale und inseriert sich in der Furche zwischen den beiden plantaren Höckern des Tarsometatarsale V (Tuberos. und Proc. hamat.). So wird der Muskel auch von Mivart beschrieben; Osawa dagegen lässt ihn von der Basis des V. Metatarsale entspringen und an die plantare Seite des Metatarsophalangealgelenkes gehen.

Muskeln 32. Interossei. Von allen Autoren werden dorsale und plantare Interossei beschrieben. So beschreibt z. B. Osawa vier plantare und sechs dorsale Interossei bei Hatteria. Wie diese Muskulatur aussieht, habe ich auf Fig. L zur Darstellung gebracht. Eine grössere Selbständigkeit besitzen der Interosseus an der fibularen Seite des vierten Metatarsale und die zwei Muskelbäuche, die sich der grossen Zehe anschliessen, die aber wohl als ein Interosseus dieser Zehe aufgefasst werden dürfen. Wenn diese Auffassung richtig ist, so hat man vielleicht ähnlich, wie dies Osawa und Perrin von Hatteria angeben, vier plantare Interossei zu unterscheiden. Der erste gehört der grossen Zehe an und ist, wie gesagt, wieder in zwei Bäuche geteilt. Der zweite gehört der zweiten Zehe an und ist gleichfalls in zwei Bäuche oder Portionen geteilt. Der dritte gehört der dritten Zehe an und lässt am distalen Ende drei Portionen erkennen, und der vierte ist der fibularen Seite der vierten Zehe angeschlossen. Zwischen diesen plantaren Interossei kommen sehr kräftige Sehnen (32×) zur Ansicht, die an die Basen der Grundphalangen der 2., 3. und 4. Zehe ziehen und aus Muskeln entspringen, die wohl als dorsale Interossei bezeichnet werden dürfen. Deren sind also, wie bei Hatteria, drei vorhanden; erste und letzte Zehe besitzen keinen. — Vielleicht aber kann, wie an der Hand, auch am Fuss die Sachlage am naturgemässesten so aufgefasst werden, dass man sagt, jede Zehe besitze einen oder (die Randzehen) mehrere Abductores tibiales und Abductores fibulares.

**Streckseite des Unterschenkels und Fusses** (Fig. M, Taf. XX).

Muskel 22. Tibialis anterior. Dieser Muskel wird, soviel ich weiss, von allen Autoren, so von Günther, Mivart, Gadow und Osawa als Tibialis anterior bezeichnet; nur Fürbringer nennt ihn Tibio-metatarsalis long. Da an der Homologie des Muskels mit dem Tibialis anterior der Säugetiere nicht zu zweifeln ist, behalte auch ich diese Bezeichnung bei. Er ist ein sehr kräftiger Muskel, der von den oberen zwei Dritteln oder drei Vierteln der Tibia, und zwar von deren medialer, vorderer und lateraler Seite entspringt. Seine Sehne zieht über die mediale Seite des Tarsocruralgelenkes zum ersten Metatarsale, um sich an dessen medialer und plantarer Seite zu inserieren. Er hebt den medialen Fussrand und bewegt den Fuss nach der tibialen Seite.

Muskel 23. Extensor digitorum communis (bei allen Autoren mit Ausnahme Fürbringers, der ihn Epicondylo-metatarsalis dorsalis longus nennt). Der Muskel entspringt mit einer langen, schmalen, aber kräftigen Sehne unmittelbar über der Gelenkfläche des lateralen Condyls des Femurs, ist langgestreckt walzenförmig und geht unten in zwei sehr ungleich starke Sehnen über. Die eine, zugleich anfangs mehr oberflächlich gelegene (23 ×), geht an die fibulare Seite der Basis des Metatarsus der zweiten Zehe; die andere, weitaus stärkere, wendet sich zwischen den Muskeln 34 b und 34 c in die Tiefe, steht dabei auch mit 34 b in Zusammenhang und inseriert sich an der tibialen Seite und der dorsalen Fläche der Basis des Metatarsus der dritten Zehe. Der Muskel rechtfertigt also strenge genommen seinen Namen nicht, entspricht aber wohl zweifellos dem gleichnamigen Muskel der Säugetiere.

Muskel 25. Peronaeus longus (Fig. G u. M).

Mivart nennt den Muskel Peronaeus primus. Er entspringt am fibularen Epicondyl des Femurs. Seine Ursprungssehne ist mit der Kniegelenkkapsel verbunden; sie verbreitert sich bald und geht in einen kräftigen Muskelbauch über, der zum Teil den Peronaeus brevis (26) deckt. Ungefähr an der Grenze zwischen mittlerem und unterem Drittel des Unterschenkels geht aus dem Muskel eine kräftige Sehne hervor, deren Verhalten ein etwas eigenartiges ist. Der Hauptzug der Sehne geht an das Tarsale proximale und an die dorsale Seite des Tarsometatarsale V; von ihm zweigt im unteren Drittel des Unterschenkels eine breite Sehnenplatte ab, die schief über die Beugeseite zum medialen Tarsalrand zieht, wie schon erwähnt, eine Art Ligamentum laciniatum (11, Fig. F und G) darstellt und die Sehnen des Flexor dig. comm. long. und Tibialis post. am Knochen festhält. Da der Peronaeus longus nicht vom Wadenbein entspringt, führt er eigentlich seinen Namen mit Unrecht; es kann aber nicht zweifelhaft sein, dass er dem gleichnamigen Muskel der Säugetiere entspricht.

Muskel 26. Peronaeus brevis (Fig. M). Bei Mivart heisst der Muskel Peronaeus secundus. Er ist der kräftigste unter den Streckmuskeln des Unterschenkels und entspringt fast in der ganzen Länge der Fibula von deren vorderer und äusserer Fläche. Nur oben lässt er den Knochen unbedeckt. Wie gesagt, wird er zum Teil vom Peronaeus longus bedeckt. Er geht in eine kräftige Sehne über, die sich an seiner äusseren Fläche entwickelt und die der Hauptsache nach zur dorsalen Fläche des Tarsometatarsale V zieht. Ausserdem zweigt von ihr ein Fascikel ab, der zur Basis des vierten Metatarsale zieht. Von hier entspringt ferner ein Sehnenstreif, der schief nach vorn und aussen an die Basis der Grundphalange der fünften Zehe und in die Strecksehne dieser Zehe übergeht. — Die beiden Peronaei heben den lateralen und senken den medialen Fussrand. Der Nerv, der alle

Muskeln der Streckseite versorgt (s. u.), kreuzt zunächst in schiefer Richtung die Ursprungssehne des Peronaeus longus und dann das proximale Ende der Fibula und läuft dann in der Furche zwischen Extensor dig. comm. und Peronaeus brevis distalwärts. Über seinen weiteren Verlauf und seine Äste wird später berichtet werden. — Nach Osawa kommt bei Hatteria, wie bei den Schildkröten, nur ein Peronaeus vor.

Muskel 33 (Abductor + Extensor hallucis, Fig. M). Der Muskel 33 entspricht einem Abductor + Extensor hallucis; seine Hauptmasse entspringt vom distalen Ende der Fibula und vom Tarsale proximale, verläuft dann unter dem Peronaeus brevis (26) und Extensor digitorum longus (23), zwischen denen sie auf Fig. M sichtbar ist, schief tibialwärts und teilt sich dann in zwei Portionen (33 a und 33 b). Die mediale Portion (33 a) lässt eine Sehne hervorgehen, die sich in der Mitte des Metatarsale der ersten Zehe inseriert; die laterale (33 b) gibt ein kleines Bündel an den Strecker der zweiten Zehe ab (34 a), vereinigt sich aber im übrigen mit dem Muskel 33 c, der von der dorsalen Fläche des ersten Metatarsale entspringt. Beide zusammen, also 33 b und 33 c, gehen dann in die Sehne über, die den Rücken der ersten Zehe bedeckt und zur Endphalange derselben zieht.

Osawa unterscheidet bei Hatteria an der Streckseite der ersten Zehe folgende Muskeln: 1. Abductor et Extensor hallucis proprius longus lateralis (= Extensor hallucis proprius Gadow); 2. Extensor hallucis proprius brevis und 3. Abductor hallucis proprius brevis. Der erste dieser Muskeln entspricht wohl sicher dem Muskel 33 a + 33 b, der zweite dem Muskel 33 c, von dem aber Osawa angibt, dass er sich am Rücken der Grundphalange ansetze; einen, dem Abductor hallucis proprius brevis entsprechenden Muskel kann ich bei Iguana nicht finden. Osawa bildet bloss den unter 1. angeführten Muskel ab. Der Muskel 33 stellt die Grosszehenportion des M. fibulo-tarso-digitalis dorsalis Fürbringers dar.

M u s k e l 34 (Extensor digitorum comm. brevis). Die Muskeln 34 a—d fasse ich als E x t e n s o r d i g i t o r u m c o m m u n i s b r e v i s zusammen, ähnlich, wie dies auch von O s a w a geschehen ist. Man kann aber an ihm ganz wohl, wie dies P e r r i n und M i v a r t getan haben, mehrere Teile unterscheiden. Der e r s t e davon (34 a), den man Extensor digiti II nennen kann, erhält ein Bündel von 33 b und entspringt im übrigen vom Metatarsale II. Die Sehne zieht zur Basis der Endphalange, setzt sich aber auch mit der Kapsel des ersten Interphalangealgelenkes in Verbindung. Die z w e i t e Portion (34 b) entspringt zum Teil langsehnig aus einer Grube der dorsalen Fläche des Tarsale proximale, zum Teil vom Metatarsale der dritten Zehe. Die letztere Portion fasst das Caput tarsale von der tibialen und fibularen Seite her zwischen sich. Die Endsehne verhält sich so, wie die der zweiten Zehe. — Die d r i t t e Portion (34 c) verhält sich wie 34 b; ein Ursprungskopf (Caput tarsale) kommt aus der erwähnten Grube des Tarsale proximale, während der übrige Muskel vom vierten Metatarsale entspringt. Von der Sehne dieses Muskels wird gleich noch gesprochen werden. Der vierten Zehe gehört nun aber ausser dem Muskel 34 c, den man als Extensor digiti IV medialis s. tibialis bezeichnen kann, auch noch der Muskel 34 d an, der Extensor digiti IV lateralis s. fibularis genannt werden kann. Er entspringt langsehnig von der Rückenfläche des Tarsale proximale, aber getrennt von 34 c, neben 33, zwischen diesem und 35 und erhält keinen Zuschuss, d. h. kein Caput metatarsale vom IV. Metatarsale. — Die Muskeln 34 c und 34 d lassen je eine kräftige Sehne hervorgehen, die parallel nebeneinander über den Rücken der Grundphalange ziehen und sich dann miteinander vereinigen. (Dort, wo die Ursprungssehne von 34 d über das Intertarsalgelenk zieht und mit der Kapsel verwachsen ist, umschliesst sie einen Sesamknorpel.) —

Muskel 32. Dieser Muskel, der sich an den Extensor dig. IV lateralis anschliesst, ist ein Interosseus, den wir bereits kennen gelernt haben und dessen Wirkung wohl sicher in Abduktion der 4. Zehe nach der fibularen Seite besteht. An ihn schliesst sich ein Sehnenstreif (s) (auch bei Figur K und L sichtbar) an, der vom Köpfchen des Tarsometatarsale V entspringt und in einen Sehnenstreif an der fibularen Seite der 4. Zehe übergeht.

Muskel 35 (Tarsometatarsalis). Ein Muskel, der vom Tarsale proximale lateral von der Ursprungssehne des Muskels 34 d entspringt und an die fibulare Seite der Basis des vierten Metatarsale zieht. Diesen Muskel finde ich nirgends erwähnt. Er mag dazu dienen, das vierte Metatarsale und damit die vierte Zehe, zu strecken und vielleicht nach der fibularen Seite zu bewegen. Man kann ihn als Tarsometatarsalis bezeichnen.

Muskel 36 (Adductor digiti V). Gleichfalls ein sehr kleiner, aber durchaus selbständiger Muskel, der wohl sicher einen Adductor der fünften Zehe darstellt, daher Adductor dig. V heissen mag. Er zieht von der fibularen Seite der Basis des vierten Metatarsale zur tibialen Seite der Basis der Grundphalange der fünften Zehe. Der Lage nach gehört der Muskel vielleicht in die Reihe der dorsalen Interossei, nicht aber der Wirkung nach. Auch diesen Muskel finde ich nirgends erwähnt.

Muskel 37. Extensor digiti V proprius. Gleichfalls ein kleiner Muskel, der von der dorsalen Fläche des Tarsometatarsale V entspringt und in die Strecksehne der fünften Zehe übergeht. Diesen Muskel haben schon Perrin und Osawa, allerdings zum Teil etwas anders, beschrieben.

## Plexus lumbosacralis und die aus ihm hervorgehenden Nerven.

Die Präparation des Plexus lumbosacralis bietet viel grössere Schwierigkeiten als die des Plexus brachialis; ausserdem scheint seine Zusammensetzung mehr zu variieren als die des Plexus brachialis. In diesen beiden Momenten mag der Grund liegen, weshalb die Ergebnisse der bisherigen Untersucher untereinander und mit den hier mitgeteilten nur schwer in Einklang zu bringen sind. Die genauesten Untersuchungen sind diejenigen Mivarts und Clarkes, aber auch sie lassen manche wichtige Frage offen; ist ihnen doch ebenso, wie den früheren Untersuchern, die Scheidung in eine dorsale und ventrale Plexusschichte entgangen.

Ich habe drei Exemplare von Iguana auf den Plexus lumbosacralis und seine Äste hin untersucht und den linken Plexus von zweien von ihnen in Dorsalansicht bei II A u. II B, Taf. XXII abgebildet. Im Falle A beteiligten sich sechs ventrale Spinalnervenäste an der Zusammensetzung des Plexus, in den beiden anderen Fällen konnte ich nur fünf finden. Freilich bin ich nicht ganz sicher, ob mir nicht vielleicht doch der erste Nerv entgangen ist. Der 26. Spinalnerv (S 26) ist der Sacralnerv Gegenbaurs und Gadows oder Intersacralnerv Mivarts. Wie der letztere Name sagt, verlässt er den Wirbelkanal zwischen den beiden, das Becken tragenden Sacralwirbeln. Entsprechend dem Vorgange Gadows bezeichne ich die präsacralen Nerven mit den Buchstaben a, b usw., die postsacralen mit griechischen Buchstaben. Den letzten Präsacralnerv nenne ich a, den vorletzten b usw.

Ich beschreibe zuerst die Bildung des Plexus im Fall A. Der 22. Spinalnerv (d) teilt sich hier in zwei Äste, von denen der eine zur Bauchmuskulatur zieht, und der andere in den

Plexus eintritt, um sich mit je einem ventralen Ast von c und b zum Nervus obturatorius anterior s. proprius zu verbinden. Davon wird gleich noch die Rede sein.

Nerv c. Dieser Nerv, der 23. Spinalnerv, teilt sich in drei Äste: zwei davon liegen dorsal, einer ventral. Der erste dorsale, den ich als N. iliacus bezeichne, läuft schief in die Furche zwischen den beiden Portionen des Puboischiofemoralis dorsalis s. internus (16 u. 17) und gibt an beide Äste ab. Der Puboischiofemoralis dorsalis entspricht, wie früher angeführt wurde, der zweiten bis vierten Portion des Iliopsoas Mivarts. Dieser Muskel wird also nicht, wie Mivart meint, vom N. obturatorius, sondern vielmehr von einem Nerv der dorsalen Plexusschichte versorgt. Ob der Nervus iliacus auch den Pectineus (1) versorgt, kann ich nicht sagen, halte es aber nicht für unwahrscheinlich.

Der zweite dorsale Ast des Nervs c geht schief über den ventralen Ast von b hinüber und vereinigt sich mit dessen dorsalem Ast zum N. femoralis.

Der ventrale Ast von c verbindet sich, wie gesagt, mit dem hinteren Ast von d und dem ventralen von b zum Nervus obturatorius anterior. Dieser ist also ein entschieden ventraler Nerv. Er verläuft parallel mit dem Nervus iliacus in die Furche zwischen 16 und 17 und dann weiter zum Canalis obturatorius, den er zum Durchtritt benützt. Er beteiligt sich an der Innervation des Puboischiotibialis (= Gracilis 4) und Adductor femoris (12). Der Ast, der zum Muskel 4 zieht, durchbohrt den Muskel 12 nahe seinem oberen Ende und lateralen Rande. (Durchtrittsstelle in Fig. B sichtbar.)

Nerv b. Dieser Nerv zeigt ein sehr einfaches Verhalten. Die Hauptmasse seiner Fasern geht in den N. femoralis über, an dessen Zusammensetzung, wie gesagt, auch der hintere der beiden dorsalen Äste des Nervs c teilnimmt. Kurz vor der Vereinigung mit diesem Ast gibt Nerv b einen ventralen

Ast für den Obturatorius ab. Gleich nach seinem Ursprung gibt er einen verhältnismässig schwachen Ast nach hinten ab, der sich an der Bildung des Plexus sacralis beteiligt und sich mit dem Nerv a vereinigt.

Der N. femoralis läuft in die Furche zwischen Portio ischiopubica des M. puboischiofemoralis dors. (17) und M. iliofemoralis (18) und gibt gleich unterhalb der Spina ossis ilium einen kräftigen Ast an das Caput iliacum (5 c), sodann einen schwächeren an das Caput acetabulare (5 a) und einen sehr starken an das Caput femorale (5 b) des Extensor femoris triceps ab. Die beiden erstgenannten Nerven treten von der Unterseite, der letztgenannte vom oberen Rande her in den betreffenden Muskelkopf ein. Das Caput iliacum wird nun aber auch noch von einem Nerv versorgt, der vom Ischiadicus kommt; freilich ist dieser bedeutend schwächer als der Ast aus dem N. femoralis. Es wird also weitaus der grössere Teil des Caput iliacum von einem prozonalen, der kleinere Teil von einem metazonalen Nerv versorgt.

Nerv a. Dieser Nerv ist der 25. Spinal- und zugleich der letzte Präsacralnerv. Er ist der stärkste Nerv, der sich an der Bildung des Plexus lumbosacralis beteiligt. Er teilt sich bald, nachdem er sich mit dem hinteren Ast von b verbunden hat, in einen sehr starken dorsalen und einen schwachen ventralen Ast. Der dorsale stellt die stärkste Wurzel des N. ischiadicus dar, der ventrale nimmt Anteil an der Bildung eines Nervs, den ich als N. obturatorius posterior oder accessorius bezeichne.

Nerv S, Sacral- oder Intersacralnerv. Dieser Nerv ist etwas schwächer als der vorhergehende und teilt sich in zwei sehr ungleich starke Äste: einen ventralen schwachen, der sich an der Bildung des Obturatorius posterior s. accessorius beteiligt, und einen dorsalen starken, der in den N. ischiadicus übergeht. Der N. obturatorius posterior

verdient eigentlich diesen Namen insofern nicht, als er mit dem Foramen obturatum s. cordiforme und dem Canalis obturatorius nichts zu tun hat. Nichtsdestoweniger gebrauche ich, in Ermangelung eines besseren, diesen Namen, und zwar mit Rücksicht darauf, dass sein Verbreitungsgebiet ein ganz ähnliches ist wie das des M. obturatorius anterior s. proprius. Beide Nerven gehören der ventralen Plexusschichte an, der anterior aber ist nach der Nomenklatur Fürbringers ein diazonaler, der posterior ein metazonaler Nerv. Den N. obturatorius posterior kann man vielleicht auch als einen frühzeitig selbständig gewordenen Ast des Tibialisanteiles des Ischiadicus betrachten. Er hat ein weit ausgedehntes Verbreitungsgebiet; er versorgt einen Teil des Muskels 4 (Puboischiotibialis s. Gracilis), die Muskeln 8 und 9 (Flexor tibialis internus s. Semitendinosus?), den Muskel 10 (Flexor tibialis externus), den Mivart für das Homologon des Biceps femoris hält, der aber wohl, wenn überhaupt, nur dem langen Kopf dieses Muskels entsprechen kann, dann den Muskel 11, den Gadow dem Flexor tibialis internus zurechnet und der vielleicht mit 10 zusammen dem Semimembranosus entspricht, ferner den Muskel 12 (Adductor femoris), zu dem auch, wie zum Muskel 4 ein Ast des N. obturatorius anterior zieht, endlich vielleicht auch noch den Muskel 19 (Ischiofemoralis internus = Obturator internus). Ob er auch den Puboischiofemoralis ventralis und den Obturator externus (2a—2c) versorgt, muss ich dahingestellt sein lassen.

Nerv α. Dieser postsacrale Nerv teilt sich in drei Äste. Der vordere Ast bildet die hintere (vierte) Wurzel des Ischiadicus, der mittlere geht zur Muskulatur des Beckenausganges und der dritte wendet sich caudalwärts.

Bildung des Nervenplexus im Fall B. Hier konnte ich, wie gesagt, nur fünf Nerven finden, die sich an der Bildung des Plexus lumbosacralis beteiligten; aber

ich bin nicht ganz sicher, ob nicht vielleicht doch auch der 22. Spinalnerv ähnlich, wie im ersten Fall, einen Faden an den lumbalen Teil des Plexus abgibt. Aber auch abgesehen davon zeigt der Plexus ein etwas anderes Verhalten als der vorige. Der Nerv c teilt sich in drei Äste, von denen einer zur Bauchmuskulatur zu gehen scheint, während der zweite, ein dorsaler Nerv, sich mit einem dorsalen Ast des Nervs b zum N. iliacus verbindet. Der dritte Ast liegt ventral und vereinigt sich mit einem gleichfalls ventralen, aber stärkeren Ast des Nervs b zum N. obturatorius anterior s. proprius. Dieser hat das gleiche Verbreitungsgebiet wie im Fall A.

Der Nerv b teilt sich in vier Äste. Einer, ein dorsaler, bildet eine Wurzel des N. iliacus, ein zweiter, ventraler, die hintere, stärkere Wurzel des N. obturatorius anterior, ein dritter, dorsaler, setzt sich in den N. femoralis fort, der also hier eigentümlicherweise nur aus dem 24., nicht auch, wie im vorigen Fall, aus dem 23. Spinalnerv kommt; der vierte Ast endlich schliesst sich an den Nerv a an und geht mit diesem in den Plexus sacralis oder ischiadicus über. Er ist durch eine Schlinge mit dem Femoralis verbunden und, wie im vorigen Fall, von geringer Stärke.

Nerv a ist wieder der stärkste Nerv des Plexus. Er geht, nachdem er sich mit dem zuletzt genannten Ast des Nervs b verbunden hat, ganz in den Plexus sacralis über, der im wesentlichen das gleiche Verhalten zeigt wie im Fall A. Wie hier beteiligen sich also vier Nerven an seiner Zusammensetzung: ein Ast des Nervs b, der ganze Nerv a, der ganze Nerv S und ein Ast des Nervs $\alpha$. Als ventraler Nerv geht aus dem Plexus sacralis wieder der N. obturatorius posterior s. accessorius hervor, dessen Wurzelfasern wohl sicher zum Teil aus dem letzten Präsacralnerv (a) und dem Sacralnerv stammen. Wenn diese Annahme richtig ist,

so liegen als hinsichtlich seines Ursprungs ähnliche Verhältnisse vor wie im Fall A. — Was den N. ischiadicus betrifft, so ist mir im Fall B aufgefallen, dass seine vom letzten Präsacralnerv kommende Wurzel von der ventralen Seite her in den Nerv eintritt. Vielleicht ist also die Annahme erlaubt, dass diese Wurzel diejenigen ventralen Fasern führt, die in den N. tibialis übergehen, oder aber wenigstens, dass diese Wurzel an der Bildung des N. tibialis wesentlich beteiligt ist.

### N. ischiadicus und seine Äste.

Der N. ischiadicus verläuft, angeschlossen an den M. iliofibularis (15) und in den Ansichten D und E von diesem bedeckt, distalwärts; er teilt sich ungefähr in der Mitte des Oberschenkels in zwei ungefähr gleich starke Äste: einen lateralen und einen medialen. Den lateralen will ich als N. peronaeotibialis, den medialen als N. tibialis medialis bezeichnen. Zwischen beiden geht die lange Sehne des Caudofemoralis (13××) hindurch. Dabei tritt der N. tibialis medialis schief unter dieser Sehne, also dem Knochen näher, in die Kniekehle. Der Nervus peronaeotibialis gibt zunächst an seiner hinteren Seite einen starken Ast ab, der vor allem Hautnerv ist, sich alsbald wieder teilt und hauptsächlich die Haut der hinteren und lateralen Seite des Oberschenkels versorgt; er scheint aber auch einen Ast zum M. peronaeus longus (25) abzugeben. Dieser lange Ast des Peronaeotibialis stellt den N. peronaeus superficialis der Autoren dar. Gleich nach Abgabe desselben teilt sich der N. peronaeotibialis in zwei ungefähr gleich starke Äste, von denen ich den lateralen schlechtweg als Peronaeus, den medialen als Tibialis lateralis bezeichne. Der N. peronaeus tritt unter dem M. iliofibularis (15) an die laterale Seite des Kniegelenkes, kreuzt die Ursprungssehne des M. peronaeus longus (25) und zieht dann in der Furche zwischen

Peronaeus brevis (26) und Extensor digitorum communis longus (23) distalwärts. Bevor er in die Furche tritt, gibt er einen Hautast an die laterale und vordere Seite des Unterschenkels ab. In die Furche eingetreten, schickt er zunächst einen Ast an den Extensor digitorum communis longus, dann einen an den Peronaeus brevis und gibt bald darauf einen dritten ab, der parallel mit dem Stamm und an seiner lateralen Seite distalwärts zieht, ein paar Zweige gleichfalls an den Peronaeus brevis schickt und dann zu den lateralen Muskeln des Fussrückens (z. B. 34 d, Extensor dig. IV lateralis) zieht.

Der Stamm des N. peronaeus zieht über das kräftige Ligamentum tibiofibulare hinüber und tritt unter den M. abductor et extensor hallucis (33). Noch bevor der Stamm das erwähnte Ligament erreicht hat, gibt er an seiner tibialen Seite einen Ast ab, der unter dem Extensor dig. comm. long. (23) schief zum Tibialis anterior (22) zieht, um ihn zu versorgen. Unter dem Muskel 33 angelangt, teilt sich der Stamm des N. peronaeus zunächst in zwei ungefähr gleich starke Äste, einen medialen, der sich sofort wieder weiter teilt und einen lateralen, der unter den Extensor dig. IV medialis (34 c) hineintritt. Die einzelnen Äste versorgen die dorsale Muskulatur der 1., 2. und 3. Zehe und ausserdem auch den Muskel 34 c der vierten Zehe, während 34 d, wie gesagt, schon von einem früher abgegangenen Ast des M. peronaeus versorgt wurde. Ausserdem gehen von den Ästen des N. peronaeus auch feine Zweige zur Haut des Fussrückens und der Streckseite der Zehen.

Der zweite Hauptast des N. peronaeotibialis, der N. tibialis lateralis, gibt zunächst an seiner lateralen Seite einen schwachen Ast ab, der, wie es scheint, in den M. peronaeus brevis (26) tritt, und verläuft dann, bedeckt vom lateralen Suraliskopf (lat. Gastrocnemiuskopf d. Aut.) zum Fuss. In der Fusswurzelgegend liegt er zwischen der Tuberositas und

dem Processus hamatus des Os tarsometatarsale V, also fibularwärts von t (Fig. G, K und L). Bevor er diese Stelle erreicht, schickt er einen Ast zum Caput fibulare accessorium s. inferius (20 ċ) des Flexor digitorum communis longus. Darauf versorgt er den Abductor dig. V propr. (29) und tritt unter der Perforanssehne für die fünfte Zehe ($20^5$, Fig. F und G) hindurch. Der Stamm wendet sich hierauf unter dem Adductor digit. communis (28, Fig. K) nach der tibialen Seite. Vorher gibt er aber noch einen Ast ab, der an der fibularen Seite der Portion 20 d″ des Caput plantare des Flexor dig. comm. long. (Fig. G) und zugleich von ihr bedeckt, zur vierten Zehe zieht. Er liegt in diesem Verlauf auch fibularwärts vom Adductor digitorum communis (28, Fig. K). Dieser lange Ast versorgt ausser dem Caput plantare des Flex. longus (20 d) auch noch den Lumbricalis superficialis und profundus der vierten Zehe und geht dann unter dem letzteren in der Lücke zwischen 4. und 3. Zehe zur Haut. Dazu ist noch zu bemerken, dass der Ast, der den Lumbricalis profundus der vierten Zehe versorgt, zwischen der dritten und vierten Portion des Adductor digit. comm. (28), also zwischen den Portionen für die dritte und vierte Zehe, hindurchtritt. — Ausser diesem Ast gibt der Stamm des N. tibialis lateralis, bevor er im Bogen unter den Muskel 28 tritt, noch einen Ast zum letzten Interosseus (32) ab. — Sodann tritt der Stamm des N. tibialis lateralis, wie gesagt, unter den Adductor digit. comm. (28) und wendet sich tibialwärts bis unter den Flexor hallucis (30, Fig. K), um hier mit dem, aus dem M. tibialis posterior heraustretenden N. tibialis medialis im Bogen zu anastomosieren. Dieser Nervenbogen liegt also zwischen den Muskeln 28 und 30 einerseits und den Interossei (32) andererseits; er hat zum Teil ein geflechtartiges Aussehen. Aus diesem Nervenbogen nun gehen zahlreiche Äste hervor: drei treten zwischen den Portionen des Muskels 28 von unten her

in den M. plantaris (27) ein. Einer dieser drei Äste, nämlich der am meisten fibularwärts entspringende, ist sicher ausschliesslich Ast des N. tibialis lateralis; er tritt, nachdem er auch einen Ast an den Muskel 28 abgegeben hat, zwischen dessen zweiter und dritter Portion hindurch in den M. plantaris ein. — Ein zweiter von den drei Ästen ist wohl sicher aus Fasern des N. tibialis medialis und lateralis gemischt und tritt zwischen erster und zweiter Portion des Muskels 28 durch. Wie der erstgenannte Nerv beteiligt auch er sich an der Versorgung der Lumbricales. — Der dritte Ast endlich stammt aus dem N. tibialis medialis und tritt an der fibularen Seite der ersten Perforanssehne durch. So wird also der M. plantaris (27) sowohl vom N. tibialis medialis als lateralis versorgt, und zwar treten die ihn versorgenden Nerven aus der Tiefe an die Oberfläche. Endlich ziehen aus dem Nervenbogen auch noch rückläufige Äste zu den Interossei. — Zum Schlusse bemerke ich, dass von den gegen die Interdigitalräume ziehenden Nerven auch noch Äste zur Haut gehen. Diesen habe ich jedoch keine nähere Aufmerksamkeit geschenkt.

Der N. tibialis medialis, der zweite der beiden Hauptäste des N. ischiadicus, tritt zwischen die beiden Suraliskopfe (Gastrocnemiusköpfe d. Aut.), die er mit einer grösseren Zahl von Ästen versorgt. Dabei kann die Astfolge eine verschiedene sein. Ausserdem versorgt er schon hoch oben das Caput femorale und fibulare proprium des Flexor digitorum communis longus (20 b und 20 a). Die beiden Zweige für die zwei letztgenannten Muskeln können aus einem gemeinsamen Stamm hervorgehen. Endlich gibt er auch noch einen Ast an den M. popliteus (24) ab. Dann teilt er sich in drei Zweige: zwei oberflächliche und einen tiefen. Der tiefe, der als die eigentliche Fortsetzung des Stammes erscheint, tritt in die Furche zwischen Caput fibulare proprium (20 a) des Flexor digit. comm. long. und Popliteus (24); er scheint in dieser

Strecke eigentümlicherweise einen schwachen Ast an den Tibialis anterior abzugeben. In einem zweiten Fall habe ich aber einen solchen Ast nicht finden können. Dann läuft der Nerv zwischen 20a und 21 (Tibialis posterior) und senkt sich schliesslich in den letzteren ein. Er schickt durch den Tibialis posterior einen feinen Ast zum M. pronator profundus (interosseus aut.). Schliesslich tritt der Nerv (also der Stamm und die eigentliche Fortsetzung des N. tibialis medialis) durch den Tibialis posterior hindurch, den er vorher versorgt hat, und gelangt in die Fusssohle, wo er unter den Flexor hallucis (30, Fig. K) tritt und mit dem im Bogen herüberkommenden N. tibialis lateralis anastomosiert. Er innerviert den Muskel 30 und den ersten Lumbricalis profundus (1× der zweiten Zehe), zu dem aber vielleicht auch Fasern aus dem N. tibialis lateralis kommen. Die beiden oberflächlichen Äste des N. tibialis medialis ziehen parallel miteinander zum Fuss. Der eine von ihnen scheint reiner Hautnerv zu sein und in der Fusswurzelgegend zu endigen. Der andere zieht an den medialen Rand der ersten Zehe. Auch er scheint an der Innervation der Muskulatur der Fusssohle ganz unbeteiligt zu sein. —

Die Darstellung, die Gadow vom Plexus lumbosacralis von Iguana gibt, ist ganz unzutreffend. Selbst zugegeben, dass die Variabilität in der Zusammensetzung des Plexus sehr viel weiter geht als Mivart und ich gefunden haben, ist es doch kaum denkbar, dass schon der drittletzte Präsacralnerv zum N. furcalis (v. Ihering) werden sollte. In Mivarts und meinen Fällen war es stets der Nerv b, also der vorletzte Präsacralnerv, der sich sowohl an der Bildung des Plexus lumbalis als des Plexus sacralis beteiligte. Allerdings war in meinen Fällen der Ast, der zum Nerv a zog, nie auch nur annähernd so stark, wie ihn Mivart zeichnet. Aber nie ging, wie Gadow angibt, schon von Nerv c ein Ast in den Plexus sacralis. Übrigens ist auch sonst nach meinen

Befunden die Art, wie die Hauptnerven, die dem Plexus entstammen, der N. femoralis, ischiadicus und obturatorius ant. s. propr., sich zusammensetzen, eine ganz andere, als nach der Darstellung Gadows. Was dann ferner die einzelnen Äste der Nerven, vor allem die von Gadow unterschiedenen vier Stämme, in die sich der N. ischiadicus spalten soll, betrifft, so muss ich leider gestehen, dass mir, auch nachdem ich die Nerven selbst präpariert hatte, die Beschreibung absolut unverständlich geblieben ist.

Im Anschluss an die vorhergehende Beschreibung will ich die homologen Muskeln des Oberschenkels von Iguana, als eines Repräsentanten der Saurier, und die der Schildkröten nebeneinander stellen. Ich will mich dabei, wie gesagt, auf die Muskeln des Oberschenkels beschränken, da die Homologisierung der Muskeln des Unterschenkels und Fusses viel weniger Schwierigkeiten bietet. Vieles von dem, was in der Nebeneinanderstellung zum Ausdrucke kommt, ist eine Wiederholung des im Text Gesagten, wird aber vielleicht nicht unwillkommen sein. Ein solcher Vergleich bietet um so mehr Interesse, als die Schildkröten die einzigen lebenden Synapsiden (H. F. Osborn) unter den Reptilien sind, also diejenigen recenten Formen, welche die nächsten Anschlüsse an die Säugetiere zeigen. Die Diapsiden dagegen zeigen Eigentümlichkeiten, die zu denen der Vögel hinüberführen; dies dürfte vor allem von den Krokodilen gelten, als denjenigen Diapsiden, die unter den recenten Reptilien zu den Vögeln die nächsten Anschlüsse bieten. —

Ich führe die Muskeln in der Reihenfolge an, in der ich sie beschrieben habe.

| Saurier (Iguana) | Schildkröten |
| --- | --- |
| 4[1]). Puboischiotibialis (Gadow) = Gracilis? Bei den Sauriern sehr breit. | Puboischiotibialis Gadow = Gracilis (Sieglbauer), bei den Schildkröten sehr schmal. |
| 8 + 9. Flexor tibialis internus (Gadow) = Semitendinosus? Bei den Sauriern (Iguana) in zwei Muskeln (8 und 9) geteilt. | Flexor tibialis internus (Gadow und Sieglbauer). Bei den Schildkröten einfach, entspringt aber ausserdem noch mit einem Kopf von der Schwanzwirbelsäule. Nur bei Cyclanorbis, ähnlich wie bei Iguana, in zwei Muskeln geteilt; dazu kommt aber noch, wie bei den übrigen Schildkröten, ein caudaler Ursprungskopf. |
| 10. Flexor tibialis externus (Gadow) (= Biceps nach Mivart). | Flexor tibialis externus (Gadow und Sieglbauer). |
| 11. Teil des Flexor tibialis internus (Gadow). (Ich stelle ihn vorläufig mit 10 zusammen und bezeichne beide zusammen als Teile eines Semimembranosus). | Fehlt den Schildkröten. |
| 3. Pubotibialis (Gadow) (= Sartorius?). | Pubotibialis (Gadow und Sieglbauer). Gadow beschreibt ihn zuerst von den Schildkröten auf S. 409, sagt aber auf S. 410, dass er den Schildkröten und Krokodilen fehle! Der Muskel fehlt bei Cyclanorbis. |
| 1 + 1a. I. Teil des Puboischiofemoralis internus (Gadow). Vielleicht homolog dem Pectineus. | Puboischiofemoralis internus (vorderer Teil) (Gadow) = Pectineus nach Sieglbauer. |
| 16 + 17. — 16. = II. Teil des Puboischiofemoralis internus (Gadow). 17. = III. Teil des Puboischiofemoralis internus. (16. = II. Portion und 17. = III. + IV. Portion des Iliopsoas Mivarts). (Bei mir sind 16 + 17 = Pubofemoralis + Puboischiofemoralis. Der Puboischiofemoralis internus nach Gadow ist also gleichzusetzen meinen Muskeln 1 + 16 + 17. | II. Teil der Puboischiofemoralis internus (Gadow). Wahrscheinlich gleichzusetzen dem Iliopsoas, sowohl bei den Sauriern, als bei den Schildkröten. So hat ihn schon Bojanus bei Emys aufgefasst. Auch Sieglbauer fasst die den Muskeln 16 und 17 der Saurier entsprechenden Muskeln der Schildkröten als Iliopsoas zusammen. |

[1]) Die Zahlen beziehen sich auf die Numerierung der Muskeln im Text und auf den Tafeln,

| Saurier (Iguana) | Schildkröten |
| --- | --- |
| 2a, 2b und 2c. 2a + 2b = Puboischiofemoralis ventralis (Rabl). 2a + 2b + 2c = Puboischiofemoralis externus (Gadow); = Obturator externus?). | Puboischiofemoralis externus (Gadow), entsprechend den Muskeln 2a + 2b + 2c der Saurier. Sieglbauer nennt den Muskel einfach Obturator externus. |
| 19. Puboischiofemoralis posterior (Gadow) (richtiger, wenigstens für Iguana, ist der Name Ischiofemoralis internus (Rabl) = Obturator internus?). | Puboischiofemoralis internus (Gadow). Obturator internus (Sieglbauer). |
| 12. Ischiofemoralis (Gadow) (Adductor magnus Mivart). Adductoren des Oberschenkels sind: (4), 2a + 2b + 2c und 12. Abductoren des Oberschenkels sind: (1?), 16 + 17. | Ischiofemoralis (Gadow und Sieglbauer). Fehlt nach Sieglbauer bei Cyclanorbis. |
| 5a + 5b + 5c. Extensor femoris triceps. 5a = Caput acetabulare, 5b = Caput femorale, 5c = Caput iliacum. (Nach Gadow: 5a = Musc. ambiens, 5b = Femorotibialis, 5c = Extensor iliotibialis). | 5a. Rectus femoris s. C. acetabulare Sieglbauer oder M. ambiens Gadow. 5b. Femorotibialis Gadow und Sieglbauer, meist in drei Teile geteilt, die vielleicht mit den drei Vasti verglichen werden können. 5c. Extensor iliotibialis Gadow (Iliotibialis Sieglbauer). Besitzt bei den Schildkröten eine viel grössere Selbständigkeit gegenüber den beiden anderen Köpfen, als bei den Sauriern. Er entspricht wohl sicher dem Glutaeus maximus der Säugetiere und zeigt bei den Schildkröten dementsprechend ursprünglichere Verhältnisse. |
| 18. Iliofemoralis (= Glutaeus medius + minimus?). | Iliofemoralis nach Gadow und Sieglbauer. |
| 15. Iliofibularis. | Iliofibularis nach Gadow und Sieglbauer. Nach Sieglbauer ist der Muskel dem kurzen Kopf des Biceps homolog; dem langen Kopf würde vielleicht, wie schon Mivart von den Sauriern meinte, der Muskel 10 (Flexor tibialis externus) entsprechen. |

| Saurier (Iguana) | Schildkröten |
|---|---|
| 13. Caudifemoralis (Gadow). | Fehlt bei den Schildkröten nach Gadow und Sieglbauer. |
| 14. Caudiiliofemoralis (Gadow) = Piriformis nach Meckel, Humphry, Mivart etc. | Caudiiliofemoralis (Gadow) = Piriformis Sieglbauer. |

Schon diese einfache Nebeneinanderstellung lehrt, dass die Verhältnisse der Schildkröten einfachere und ursprünglichere sind als die der Saurier. Zu demselben Resultat sind auch Sieglbauer und Ribbing durch ihre sorgfältigen Untersuchungen gelangt. Von der Genauigkeit der Beobachtungen Sieglbauers habe ich mich durch eigenen Augenschein überzeugt. Er sagt: „Die Schildkröten stehen sehr tief unter den Reptilien, der Wurzel derselben am nächsten. Das zeigt nach den Untersuchungen Rabls der Bau des Schädels, der Handwurzel, der Fusswurzel. Auch die Extremitätenmuskeln zeigen überall Anklänge an die primitiven Verhältnisse der Urodelen. Ribbing hebt dies in seiner Arbeit mit Recht hervor[1]).“

Dazu kommt noch das Verhalten der Rippen und des Bauchschildes, auf das ich schon im Jahre 1903 bei Gelegenheit der Anatomenversammlung in Heidelberg aufmerksam gemacht habe. Schon damals habe ich auf die phylogenetische Wichtigkeit der Tatsache hingewiesen, dass bei den Schildkröten die Rippen nicht nach der Bauchseite umbiegen, wie bei den übrigen Amnioten, sondern vielmehr an den Seiten des Körpers endigen, wie bei den Amphibien, und dass die Schildkröten keine Sternalbildung besitzen, die mit einem aus verschmolzenen Sternalleisten entstandenen Sternum verglichen

[1]) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

werden könnte. Zugleich bin ich aus Gründen, die ich hier nicht wiederholen kann, für die, ursprünglich von Huxley ausgesprochene Ansicht eingetreten, dass das Entoplastron der Schildkröten dem Episternum der übrigen Reptilien zu vergleichen sei, während die Darstellung der Mehrzahl der englischen Autoren, dass das Entoplastron als „Clavicle" und die Epiplastra als „Interclavicles" zu bezeichnen seien, falsch und irreführend sei. Das übrige Plastron der Schildkröten hat bekanntlich zuerst van Bemmelen mit den Bauchrippen der Krokodile, Rhynchocephalen und Plesiosaurier verglichen, ein Vergleich, der jetzt durch die Untersuchungen Osborns an Interesse und Bedeutung sehr wesentlich gewinnt, indem damit zum Ausdrucke kommt, dass Bauchrippen sowohl bei Synapsiden, wie den Schildkröten und Plesiosauriern, als bei primitiven Diapsiden, wie den Krokodilen und Rhynchocephalen, vorkommen. Daraus darf der Schluss gezogen werden, dass die gemeinsamen Vorfahren der beiden Subklassen der Reptilien oder, besser gesagt, die Stammformen der Synapsiden, von denen sich die ersten Diapsiden ableiteten, gleichfalls Bauchrippen besessen haben müssen.

Alles das, vor allem aber auch die charakteristischen Eigentümlichkeiten des Schädelbaues und des Gefässsystems (vgl. Hochstetter), muss im Auge behalten werden, wenn man die Muskulatur der Saurier mit der der Schildkröten vergleichen will. Ist doch die Muskulatur nur eines von vielen Organsystemen, die alle miteinander in der innigsten Beziehung stehen und die alle eine lange Geschichte hinter sich haben.

So eröffnet sich uns ein, wenn auch zurzeit noch schwacher Ausblick auf die Organisation jener primitiven, urodelenartigen, aber schon zu den Reptilien gehörigen Protamnioten, welche, von synapsidenartigem Charakter, zunächst den Diapsiden und sodann in weiterer Folge einerseits den von den Diapsiden abstammenden Vögeln, andererseits den von anomodontien-

ähnlichen Synapsiden abstammenden Säugetieren den Ursprung gegeben haben. —

Als ich im Jahre 1903 in Heidelberg den Vortrag „Über einige Probleme der Morphologie" hielt, und auch noch später, als Fürbringer in vollständig veränderter Form seine Erwiderung auf meine Verteidigung gegen seine Angriffe erscheinen liess, war ich der Meinung, dass den Publikationen meines Gegners eine ihrem Umfange einigermassen entsprechende Summe positiver Arbeit zugrunde liegen müsse. Ich hatte eben damals noch nicht alle, auf den von mir und ihm behandelten Gegenstand bezüglichen Abhandlungen vollständig durchstudiert. Dies ist nun, soweit die im Literaturverzeichnis angeführten Publikationen in Betracht kommen, die, wenn vielleicht nicht die einzigen, so doch die wichtigsten über unseren Gegenstand sind, seither geschehen. Dadurch hat sich nun aber meine damals bis zu einem gewissen Grade noch günstige Meinung gründlich geändert. Ich habe mich überzeugt, dass Fürbringers Arbeiten nur insoweit einigermassen genau und zuverlässig sind, als sie sich auf die Verhältnisse der Schulter und des Oberarmes erstrecken. Mit dem Ellbogen brechen die genauen Beobachtungen ab. Alles, was Fürbringer über die Muskeln des Vorderarmes und der Hand, sowie der ganzen hinteren Extremität mitgeteilt hat, ist kaum wert, einer Kritik unterzogen zu werden. Die von mir in der vorliegenden Abhandlung mitgeteilten Beobachtungen und Tatsachen mögen eine Probe für die Richtigkeit des Gesagten sein.

Soviel über die Beobachtungen, die unter allen Umständen die Grundlage für die theoretischen Folgerungen sein sollen. Was nun aber diese betrifft, so steht es mit ihnen nicht besser, als mit den Beobachtungen. Bekanntlich zieht sich durch Fürbringers Arbeiten wie ein roter Faden der Gedanke, dass die Muskeln nach der Art ihrer Innervation homologisiert

werden müssen. Dieser Gedanke ist insofern originell, als er falsch ist; insofern er richtig ist, stammt er von Kleinenberg und in weiterer Folge von Cunningham. In seiner berühmten Arbeit über Hydra hat Kleinenberg mit aller Entschiedenheit den Satz ausgesprochen, dass Muskel- und Nervensystem als „untrennbare morphologische Einheit“ zusammengehören. Wenn auch dieser Satz zunächst nur für Hydra aufgestellt wurde und wenn auch die Beobachtungen und Deutungen Kleinenbergs zum Teile heute weit überholt sind, so hat sich doch der in jenen Worten zum Ausdruck gebrachte Gedanke in seiner Allgemeinheit als richtig erwiesen. Was darüber hinausgeht, kann unter Umständen bis zu einem gewissen Grade richtig sein, ist aber nicht als Ausdruck einer vollwertigen Theorie zu betrachten. — Wir haben gesehen, dass ein Muskel, der nicht die geringsten Anzeichen einer Verschmelzung aus zwei Muskelindividuen erkennen lässt, von zwei total voneinander verschiedenen Nerven versorgt werden kann, oder dass ein und derselbe Nerv sich am Oberarm und einem Teil des Vorderarmes als Beugenerv, an einem anderen Teil des Vorderarmes und einem Teil der Hand dagegen als Strecknerv erweisen kann. Ähnliche Beispiele findet man auch bei anderen Sauriern; ganz besonders lehrreich sind in dieser Beziehung die Innervationsverhältnisse der Muskeln der hinteren Extremität von Varanus. Wollte man sich von diesen leiten lassen, so würde man zum Teil zu ganz absurden Homologisierungen zwischen den Muskeln von Varanus und Iguana kommen.

In welcher Bahn eine Nervenfaser verläuft, um zu der ihr entsprechenden Muskelfaser zu gelangen, ist offenbar ziemlich gleichgültig. Wichtig ist einzig und allein, dass eine bestimmte motorische Wurzelzelle des Centralnervensystems mit einer bestimmten, mit ihr eine motorische Einheit bildenden Muskelzelle in Verbindung gesetzt werde. Die Verbindung

wird bekanntlich durch eine motorische Nervenfaser, also durch einen integrierenden Bestandteil der Nervenzelle, hergestellt. Wo und wie diese Nervenfaser verläuft, ob sie sich diesem oder jenem Nerv anschliesst, ist im Grunde ganz gleichgültig. Im allgemeinen sind allerdings bestimmte Nervenfasern an bestimmte Nerven gebunden, aber dieses Verhältnis ist kein unabänderliches und ein für allemal gegebenes. Ich schliesse mich hierin den Ausführungen Cunninghams an, die auch von anderer Seite als richtig erkannt worden sind. Seine Abhandlung „The value of nerve-supply in the determination of muscular homologies and anomalies" beginnt mit den Worten: „The Heidelberg School of Anatomy is responsible for the theory that a muscle is to be regarded as the end-organ of a nerve, and that if we succeed in recognising the latter, we have in our hands a sure and infallible means of determining the homology of the former. This view, which was first advanced by Gegenbaur, and which has been maintained and elaborated with so much ability by his pupils Fürbringer and Ruge, hat exercised for some ten years or more a marked influence upon morphological work."

In den darauf folgenden Erörterungen heisst es dann: „Of course it may be held that what appears to be a variation in nerve-supply may not in reality be so; that in fact we are merely dealing with a case where certain nerve-fibres have adopted a different path to reach their destination, and although the connection be a secondary one, yet the same ganglion cells are invariably connected with the same muscle-fibres. A great deal may be said for this view, and, considering the constancy of the relation between muscle and nerve, it must be regarded as a perfectly legitimate opinion to hold."

# Literatur-Verzeichnis.


1. Cunningham, J., The relation of nerve-supply to muscle homology. Journ. of Anat. and Physiol. 1881. Vol. 16.
2. Derselbe, The value of nerve-supply in the determination of muscular homologies and anomalies. Ebenda 1891. Vol. 25.
3. Fürbringer, Max, Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenähnlichen Sauriern. Leipzig 1870.
4. Derselbe, Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. II. Teil. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. VIII. Band. N. F. 1. Bd. 1874.
5. Derselbe, Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XXXIV. Band. N. F. 27. Bd. 1900.
6. Gadow, H., Beiträge zur Myologie der hinteren Extremität der Reptilien. Morph. Jahrb. VII. Band. 1882.
7. Haughton, Samuel, On the Muscular Anatomy of the Alligator. Ann. and Magaz. of Natural History. Vol. I. Fourth Series. 1868.
8. Hultkrantz, J. Wilh., Das Ellbogengelenk und seine Mechanik. Jena 1897.
9. Kleinenberg, Nikolaus, Hydra. Eine anatomisch-entwickelungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.
10. Kühne, Konrad, Über die Variationen der Wirbelsäule und der Extremitätenplexus bei Lacerta viridis und agilis. Morph. Jahrb. 46. Bd. 1913.
11. Macalister, Alexander, Contributions toward the formation of a correct System of Muscular Homologies. Ann. and Magaz. of Natural History. Fourth Series. I. Vol. 1868.
12. Mivart, St. George, Notes on the Myology of Iguana tuberculata. Proc. of the Zool. Society of London, 1867. (Nur bis zur Basis der Finger präpariert).
13. Derselbe, On the Myology of Chamaeleon Parsonii. Proc. of the Zool. Soc. of London, 1870.
14. Mivart, St. George and Robert Clarke, On the Sacral Plexus and Sacral Vertebrae of Lizards and other Vertebrata. Transact. of the Linnean Society. 2. S. Zool. Vol. I. 1877.

15. Osborn, Henry Fairfield, The Reptilian Subclasses Diapsida and Synapsida and the Early History of the Diaptosauria. Memoirs of the American Museum of Natural History. Vol. I. Nov. 1903.
16. Rabl, Carl, Über einige Probleme der Morphologie. Verh. d. anat. Gesellsch. in Heidelberg, 1903.
17. Derselbe, Bausteine zu einer Theorie der Extremitäten der Wirbeltiere. Leipzig 1910.
18. Ribbing, L., Die distale Armmuskulatur der Amphibien, Reptilien und Säugetiere. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. 23. Bd. 1906.
19. Derselbe, Die Innervation der Extensoren im distalen Teile der Extremitäten der Tetrapoden. Anat. Anz. 1908. 33. Bd.
20. Rüdinger, Die Muskeln der vorderen Extremitäten der Reptilien und Vögel. Von d. Gesellsch. d. Wiss. in Haarlem gekrönte Preisschrift. Natuurkundige Verhandelingen van de Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen. 24. Teil. Haarlem 1866.
21. Sanders, Alfred, Notes on the Myology of Platydactylus japonicus. Proceed. of the Zoolog. Society of London 1870.
22. Sewertzoff, A. N., Studien über die Entwickelung der Muskeln, Nerven und des Skelets der Extremitäten der niederen Tetrapoda. Beiträge zu einer Theorie der pentadactylen Extremität der Wirbeltiere. Bull. de la Société impériale des Naturalistes de Moscou. 1907. Nr. 1—3.
23. Sieglbauer, Felix, Zur Anatomie der Urodelenextremität. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. 1904.
24. Derselbe, Zur Anatomie der Schildkrötenextremität. Ebenda 1909.

# Tafelerklärung.

Tafel XVIII u. XIX. Muskeln der linken vorderen Extremität.

1. Pectoralis.
2. Deltoideus.
3. Latissimus dorsi.
4. Coracohumeralis.
5. Scapulohumeralis (Infraspinatus?).
6. Serratus.
7. Teres.
8. Coracobrachialis.
9. Biceps.
10. Brachialis.
11. Triceps brachii, u. z. a Caput longum, b Cap. laterale, c Cap. mediale.
12. Pronator teres.
13. Flexor carpi radialis.
14. Flexor digitorum comm. long. s. profundus aut. a und b zwei Portionen desselben.
15. Flexor carpi ulnaris = Teil des Abductor carpi ulnaris.
16. Vielleicht aus einer Differenzierung von 15 entstanden.
17. Pronator profundus.
18. Abductor antibrachii radialis
19. Extensor digitorum comm. long.; a, b und c seine drei Portionen.
20. Extensor carpi ulnaris = Teil des Abductor carpi ulnaris.
21. Abductor pollicis longus.
22. Extensor pollicis.
23. Extensor proprius digit. II.
24. Extensor proprius digit. III.
25. Extensor proprius digit. IV.
26. Extensor proprius digit. V.

23–26 können event. als Extensor digitorum communis brevis zusammengefasst werden.

27. Abductor digiti V.

28. Abductor pollicis brevis.

29. Flexor palmaris s. Flexor digitorum sublim. aut. $\alpha$—$\varepsilon$ seine einzelnen Portionen.

30. Adductor pollicis.

31—36. Interossei.

37. Adductor digit. V.

$la_1$—$la_4$ Lumbricales sublimes s. accessorii. lp. Lumbricales profundi s. proprii.

## Tafel XVIII.

Fig. A. Vordere Extremität eines 110 cm langen Exemplars von Iguana tuberculata Gray. Etwas vergrössert. Oberarm von der Beugeseite, Vorderarm etwas proniert, im übrigen von der Beugeseite. Tb. maj. Tuberculum majus.

Fig. B. Streckseite des Ober- und Vorderarmes. N. u. Nervus ulnaris.

Fig. C. Schultergegend von der ventralateralen Seite, der Arm etwas dorsal flektiert. Pectoralis und Deltoideus sind weggenommen, bloss ihre Insertionssehnen sind stehen gelassen. — cl. Clavicula; Est. Episternum; Fa. Falz des Sternums zur Artikulation mit dem Coracoid; sc. Scapulare, von dieser Fläche entspringt ein Teil des Deltoideus; ss. kn. knorpeliges Suprascapulare; ss. vk. verkalktes Suprascapulare; St. Sternum; Tb. maj. Tuberculum majus; Tb. mi. Tuberculum minus; 1 und 2 Insertionssehnen des Pectoralis und Deltoideus.

Fig. D. Beugeseite des Vorderarmes und der Hand. I—V Ordnungszahlen der Finger.

Fig. E. Streckseite des Vorderarmes und der Hand. f = tief in den Muskel 18 einschneidende Furche.

## Tafel XIX.

Fig. F. Schema der Sehnen des Flexor palmaris. Die oberflächlichen Sehnen dunkel, die tiefen hell.

Fig. G. Flexor digitorum longus mit den Lumbricales sublimes s. accessorii und den Lumbricales profundi s. proprii. * Sesambein in der Sehne von 14.

Fig. H. Vola manus mit den Interossei.

## Tafel XX u. XXI. Muskeln der linken hinteren Extremität eines 110 cm langen Exemplars in natürlicher Grösse.

(Die Zahlen 6 und 7 sind infolge eines Versehens ausgefallen; dagegen kommt 19 doppelt (einmal am Oberschenkel und einmal am Unterschenkel) vor. Da eine Verwechslung oder ein Missverständnis ausgeschlossen ist, habe ich es bei der alten Numerierung belassen, zumal eine Änderung, die mit grosser Mühe verbunden gewesen wäre, leicht zu neuen Fehlern hätte führen können.)

1. Pectineus (Sieglbauer) = Teil des Pubotibialis internus (Gadow).

2. 2a + 2b Puboischiofemoralis ventralis; 2c Obturator externus Mivart (2a + b + c = Puboischiofemoralis externus).

3. Pubotibialis (Gadow) = Sartorius (?).

4. Puboischiotibialis (Gadow) = Gracilis (?).

5. Extensor femoris triceps; a Caput acetabulare, b Caput femorale, c Caput iliacum.

8. } 9. } Flexor tibialis internus (Gadow) = Semitendinosus (?).

10. } 11. } Semimembranosus { 10. Flexor tibialis ext. (Gadow). 11. Teil des Flexor tibialis int. (Gadow).

12. Adductor femoris (Ischiofemoralis (Gadow)).

13. Caudofemoralis (Piriformis).

15. Caput breve bicipitis (?) = Iliofibulare (Gadow u. a.)

16. } 17. } Iliopsoas (Bojanus) = Puboischiofemoralis dorsal. s. internus.

18. Iliofemoralis (Gadow) = Glutaeus medius + minim. (?).

19. Am Oberschenkel: Obturator internus (Puboischiofemoralis poster. Gadow).

19. Am Unterschenkel: Suralis = Gastrocnemius der Autoren. 19a Caput femorale, 19b Caput femorotibiale.

20. Flexor digitorum comm. longus (Günther), 20a—20d seine Ursprungsköpfe.

21. Tibialis posterior.

22. Tibialis anterior.

23. Extensor digitorum communes.

24. Popliteus.

25. Peronaeus longus.

26. Peronaeus brevis.

27. Flexor plantaris s. Flexor digitorum comm. subl. aut., Plantaris Mivart.

28. Adductor digitorum communis.

29. Adductor digiti V proprius.

30. Flexor hallucis.

31. Abductor digiti V.

32. Interossei.

33. Abductor + Extensor hallucis.

34. Extensor digitorum communis brevis. a—d seine Portionen.

35. Tarsometatarsales.

36. Adductor digiti V.

37. Extensor digiti V. proprius.

## Tafel XX.

Linke hintere Extremität eines 110 cm langen Exemplars in natürlicher Grösse.

Fig. A—C Beugeseite; Fig. D und E Streckseite; Fig. M = Streckseite des Unterschenkels und Fusses.

Fig. A. H. i. Hypoischium (ganz knorpelig); L. i.—p. Ligamentum ischiopubicum s. Lig. puboischiadicum nach Gadow; S. o. i. Symphysis ossium ischii; S. o. p. Symphysis ossium pubis; T. l. p. Tuberculum laterale ossis pubis nach Bojanus.

Fig. B. Beugeseite des Oberschenkels nach Entfernung des Puboischiotibialis.

Fig. C. Tiefe Muskeln der Beugeseite. L. l. t. Ligamentum collaterale tibiale.

Fig. D. Streckseite des linken Oberschenkels mit den oberflächlichen Muskeln.

Fig. E. Streckseite des linken Oberschenkels nach Durchschneidung des Muskels 5c.

Fig. M. Linker Unterschenkel und Fuss von der Streckseite. Natürliche Grösse.

Tafel XXI.

Fig. F. Beugeseite des linken Unterschenkels und Fusses.

Fig. G. Ebenso, nach teilweiser Entfernung des Muskels 19 und Wegnahme des Plantaris.

Fig. H. Planta des linken Fusses, $1^1/_2$ natürlicher Grösse.

Fig. I. Schema der Sehnen an der Planta, $1^1/_2$ natürliche Grösse. I. Zehe: It Plantarissehne zur Basis der I. Phalange. II. Zehe: $IIt_1$, $IIt_2$, $IIf_1$ Plantarissehnen. $L_1$ Sehne des ersten Lumbricalis. III. Zehe: $IIIt_1$, $IIIt_2$, $IIIf_1$ Plantarissehnen. $IIIf_1$* Aponeurosenfascikel. — $L_2$ Sehne des zweiten Lumbricalis. * Aponeurosenfascikel zur Grundphalange. IV. Zehe: $IVt_1$, $IVt_2$, $IVt_3$, *, IVf Aponeurosenfascikel. — $L_3$ Sehne des dritten Lumbricalis.

Fig. K. Tiefe Muskeln der Planta. Natürliche Grösse.

Fig. L. Tiefe Muskeln der Planta, vor allem die Interossei. Natürliche Grösse. 21* Sehnenfascikel des Tibialis posterior.

## Tafel XXII.

Fig. I. Linker Plexus brachialis eines 65 cm langen Exemplars von Iguana tub. in dorsolateraler Ansicht. VI—X Spinalnerven (ventrale Äste). Die übrigen Zahlen finden im Text ihre Erklärung.

Fig. II A. Linker Plexus lumbosacralis in Dorsalansicht. 2mal vergr. S. Sacralnerv nach Gadow = Intersacralnerv nach Mivart. 22—27 Spinalnerven (ventrale Äste).

Fig. II B. Ebenso von einem anderen Exemplar. Spinalnerv 22 beteiligt sich hier augenscheinlich nicht an der Bildung des Plexus.

# DAS

# VERHÄLTNIS DES COLLO-DIAPHYSENWINKELS ZUM HALS UND SCHAFT DES OBERSCHENKELS.

VON

DR. MED. WALTER LUSTIG,
ASSISTENT AM ANTHROPOLOGISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT BRESLAU

*Mit 28 Figuren im Texte.*

Bei der grossen Variation der rezenten Europäer ist es nicht verwunderlich, wenn wir bei der Prüfung des Gesetzes der statischen Knochengestaltung oft auf Schwierigkeiten stossen, deren Erklärung in den Faktoren zu suchen ist, die die Formation der Knochen bedingen. Von diesen will ich besonders zwei hervorheben, das sind erstens die funktionelle Anpassung und zweitens die Vererbung. Von diesem Gesichtspunkte aus müssen wir stets ein Volk untersuchen, welches wir als keine reine, unvermischte Rasse zu betrachten haben, wir müssen seine Zusammensetzung zu analysieren suchen und das herauszufinden bemüht sein, was Vererbung und das, was funktionelle Anpassung bedingt haben. Doch diese Tatsachen fanden wir, wenn auch oft erwähnt, so doch bei den meisten Arbeiten über das Europäerskelet nicht berücksichtigt, was wohl mit darauf zurückzuführen ist, dass die Meinung über die Zusammensetzung der Europäer eine unbestimmte und keine einheitliche war. Heutzutage aber, wo die bekannte Klaatsch sche Theorie sich bereits überall Eingang verschafft hat, ist es unbedingt notwendig, stets jene beiden Rassen zu berücksichtigen, die sich vor allem oder vielleicht allein beteiligt haben an dem Aufbau der Europäer, nämlich die Aurignac- und die Neanderthalrasse.

Von welcher grundlegenden Bedeutung diese Gesichtspunkte sind, will ich an einem Beispiel zeigen. Wir wollen im folgenden die Frage ventilieren, in welchem Verhältnis der

Neigungswinkel des Schenkelhalses steht zu den Querschnitten der Schaftmitte, des proximalen Schaftteiles und des Halses selbst. Die betreffenden Kurven nahm ich mit dem Wetzelschen Perigraphen auf, und zwar kamen folgende in Betracht:

1. Frontalschnitt durch den proximalen Femurteil.
   Der Knochen wurde so eingespannt, dass die Kurve möglichst durch die Mitte der oberen und unteren Halsfläche, des Caput, des Trochanter maior und der Seitenflächen des Schaftes ging.
2. Transversalschnitt durch den Schenkelhals.
   Der Schnitt wurde durch eine Ebene geführt, welche wir uns durch die Mittellinien der Vorder- und Hinterfläche des Halses gelegt denken müssen.
3. Querschnitt durch den Schenkelhals.
   Der Schnitt geht senkrecht zu dem vorigen durch die Mitte des Halses.
4. Oberer proximaler Schaftquerschnitt.
   Der Schaft wurde senkrecht zur Schreibfläche gestellt und das Perigramm 1 cm über der Spitze des Trochanter minor gezeichnet.
5. Mittlerer proximaler Schaftquerschnitt.
   Wurde durch die Spitze des Trochanter minor gelegt.
6. Unterer proximaler Schaftquerschnitt.
   Wurde $1^1/_2$ cm unter der Spitze des Trochanter minor gezeichnet.
7. Querschnitt durch die Mitte des Schenkelschaftes.

Letzterer sowie die unter 4, 5 und 6 aufgeführten wurden an dem senkrecht zur Unterlage befestigten Femur aufgenommen.

Diese „idealen Schnitte“ werden in der Literatur immer als Diagramme bezeichnet nach dem von Lissauer im Jahre 1885 eingeführten Diagraphen, eine Benennung, wie sie auch

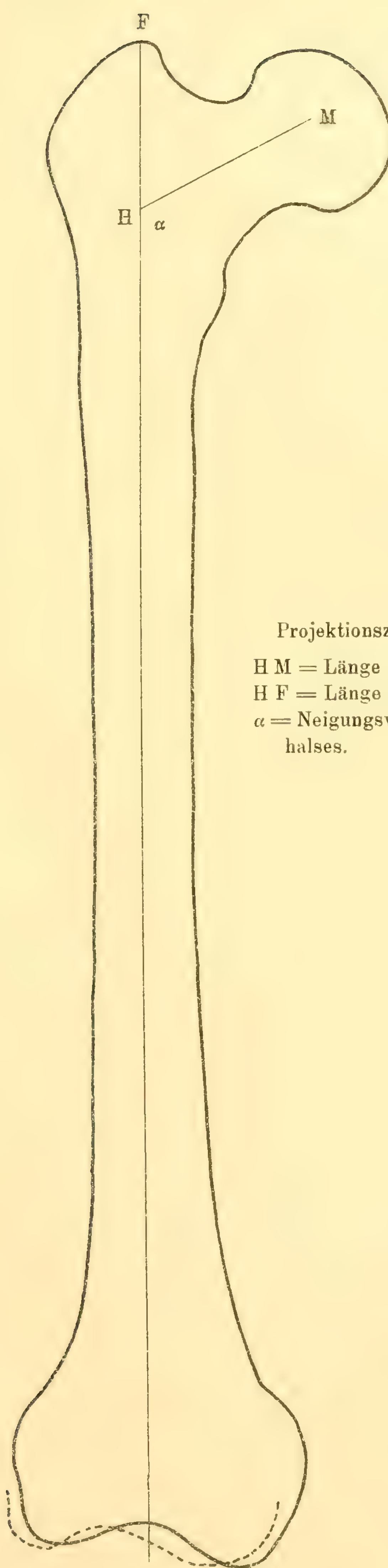



Fig. 1.

Projektionszeichnung eines Femur.

H M = Länge des Schenkelhalses.
H F = Länge des Trochanter maior.
$\alpha$ = Neigungswinkel des Schenkelhalses.

die späteren Autoren für ihre abgeänderten Apparate beibehielten. Da aber der Lissauersche Apparat dem ursprünglichen von A. von Cohausen bereits im Jahre 1875 angegebenen und von dem Erfinder als Perigraph bezeichneten Modell nachgebildet ist, so schlägt Wetzel[1]), vor allem veranlasst durch „Gründe historischer Gerechtigkeit", vor, die alte Bezeichnung „Perigraph" beizubehalten und nennt daher auch seinen Apparat so. Letzterer wird fast ausschliesslich im hiesigen Institut benutzt, und die Vorzüge gegenüber den früher üblichen Apparaten, die wir l. c. angeführt finden, sind in der Tat mannigfaltig und gross. Vor allem möchte ich die ausserordentliche Genauigkeit, mit der uns dieser Perigraph zu arbeiten gestattet, hervorheben.

Unter dem Neigungswinkel des Schenkelhalses verstehen wir den Winkel, den die Achse des Schenkelschaftes bildet mit der Achse des Halses. Was die Grössenbestimmung desselben anbetrifft, die an Projektionszeichnungen erfolgte, von denen ich in Fig. 1 ein Beispiel anführe, so verweise ich auf meine frühere Arbeit[2]), in der ich die differenten Angaben darüber auf die verschiedenen Methoden zurückführte, die die einzelnen Autoren anwandten. Hier genügen uns Frontalschnitte durch den proximalen Femurteil, um die Verschiedenheit des Winkels bei den einzelnen Knochen zu beobachten. Zum Zwecke einer leichteren und übersichtlichen Vergleichung zeichnete ich immer zwei Perigramme ineinander, wobei es öfters notwendig war, das eine oder andere spiegelbildlich umzukehren, wenn beide Vergleichsobjekte nicht von dem Knochen derselben Seite stammten. So zeigt uns Fig. 2 die Kurven

[1]) Wetzel, G., Apparate und Erläuterungen zur perigraphischen Technik. Zeitschr. f. Morphologie u. Anthropologie 1911. Bd. 13. H. 3.

[2]) Klaatsch u. Lustig, Morphologie der paläolithischen Skeletreste der mittleren Aurignacen der Grotte von La Rochette, Dep. Dordogne. Arch. f. Anthropologie 1914.

vom Neanderthaler und Spy, die beide einen verhältnismässig kleinen Neigungswinkel aufweisen, der bei Aurignac und besonders den Australiern viel grösser ist, wie wir aus den

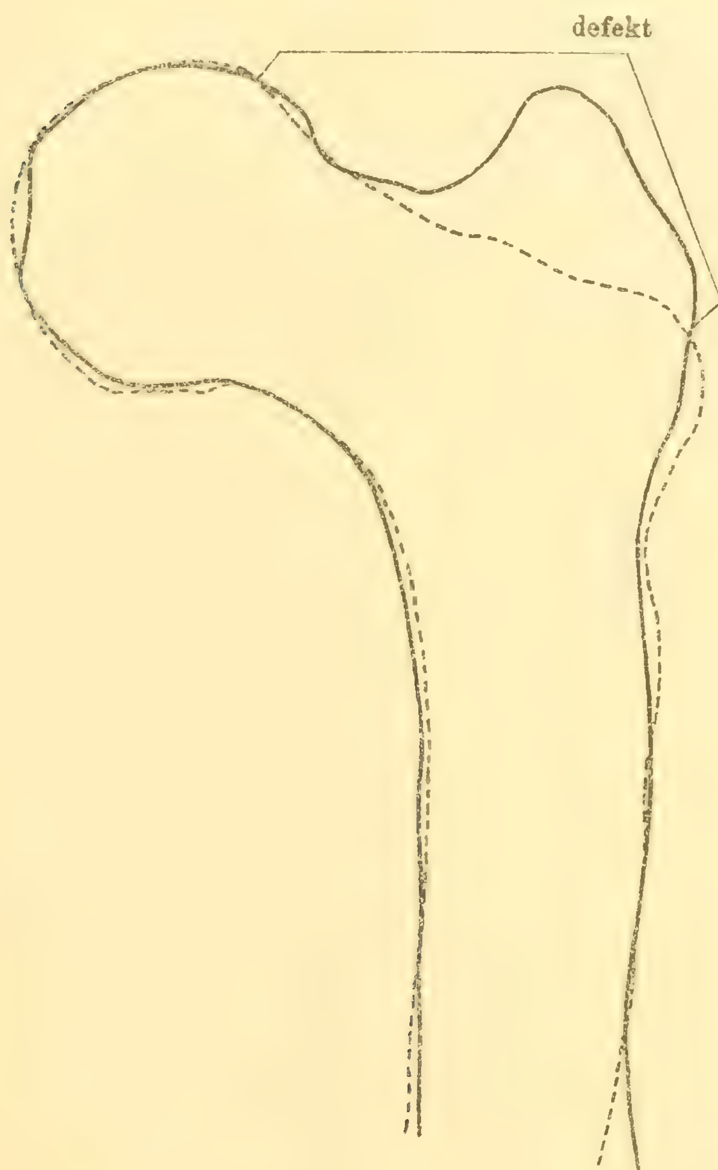



Fig. 2.

**Frontalschnitt durch den proximalen Femurteil vom Neanderthaler l. —— und Spy ······ (– – – defekt).**

anderen Perigrammen ersehen können. Auch Monstier hat einen geneigteren Hals als die Australier. Vom Neanderthaler und dem Homo Aurignacensis benützte ich Gipsabgüsse der Firma

Krantz in Bonn, ebenso von Monstier einen Abguss, der von Klaatsch ergänzt ist. Die Australierknochen standen mir durch die Güte meines Chefs im Original zur Verfügung.

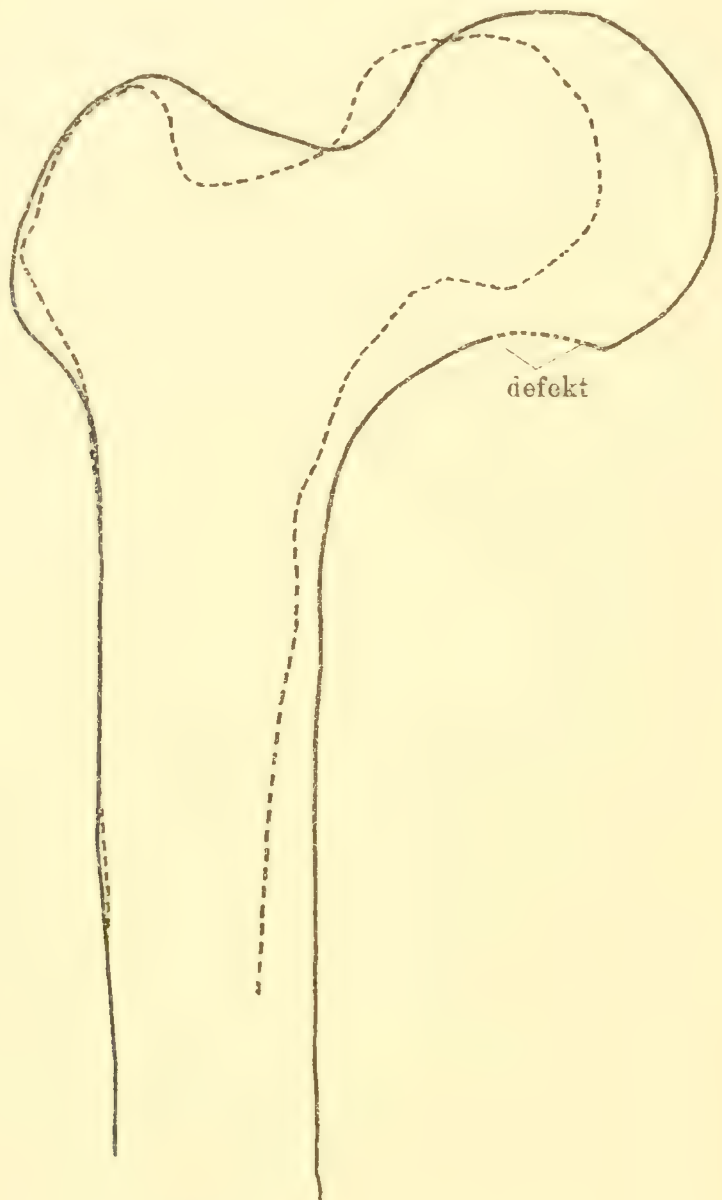



Fig. 3.
**Frontalschnitt durch den proximalen Femurteil vom Neanderthaler r. —— und Aurignac .**

Gleichzeitig sehen wir an diesen Frontalschnitten, dass der Schenkelhals der Australier und von Aurignac kürzer ist als der der Neanderthaler. Dabei bitte ich aber zu berück-

sichtigen, dass ich Australierfemora zum Vergleiche wählte, die an Länge den Neanderthalern nicht nachstanden, ja diese

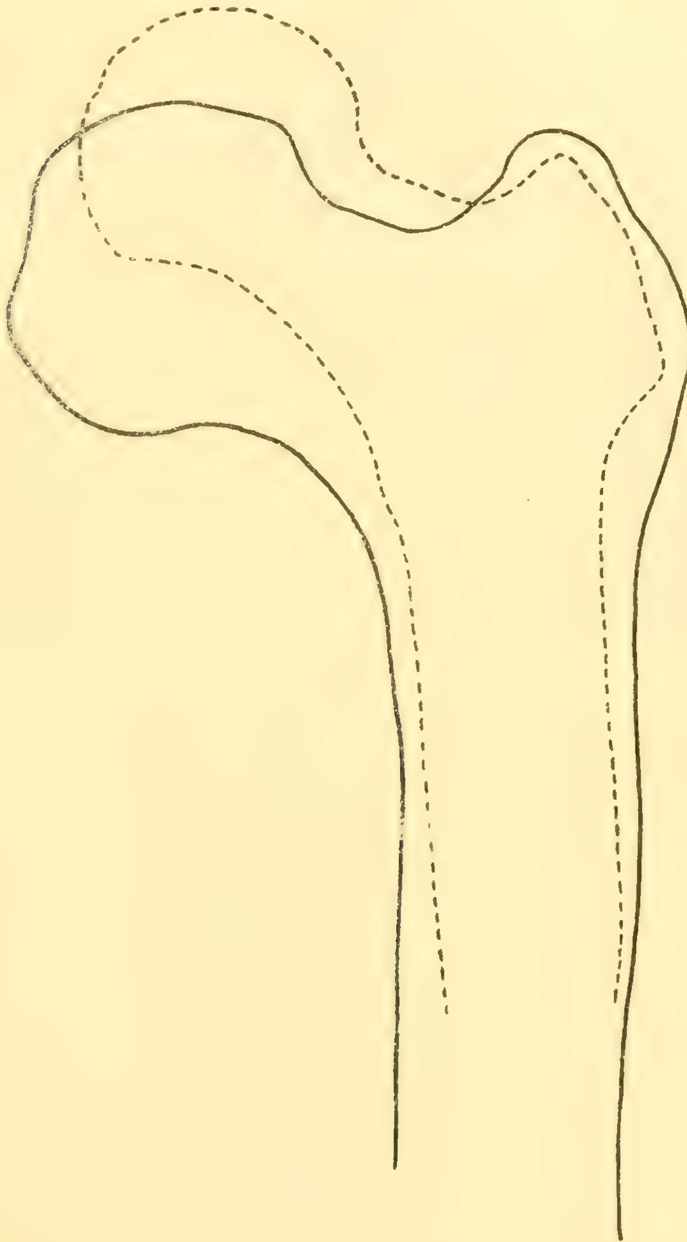


Fig. 4.

**Frontalschnitt durch den proximalen Femurteil vom Neanderthaler I. —— und Australier K 92 - - - - .**

sogar manchmal um ein bedeutendes übertrafen. So ist das Australierfemur K 29 483 mm, K 92 469 mm und K 74 427 mm lang, während die Trochanteren-Femurlänge des

Neanderthaler r. 423 und l. 425 mm, von Spy r. 410 mm, von Monstier nur 371 mm betragen. Das linke Femur des Homo Aurignacensis hat eine Länge von 410 mm, das rechte

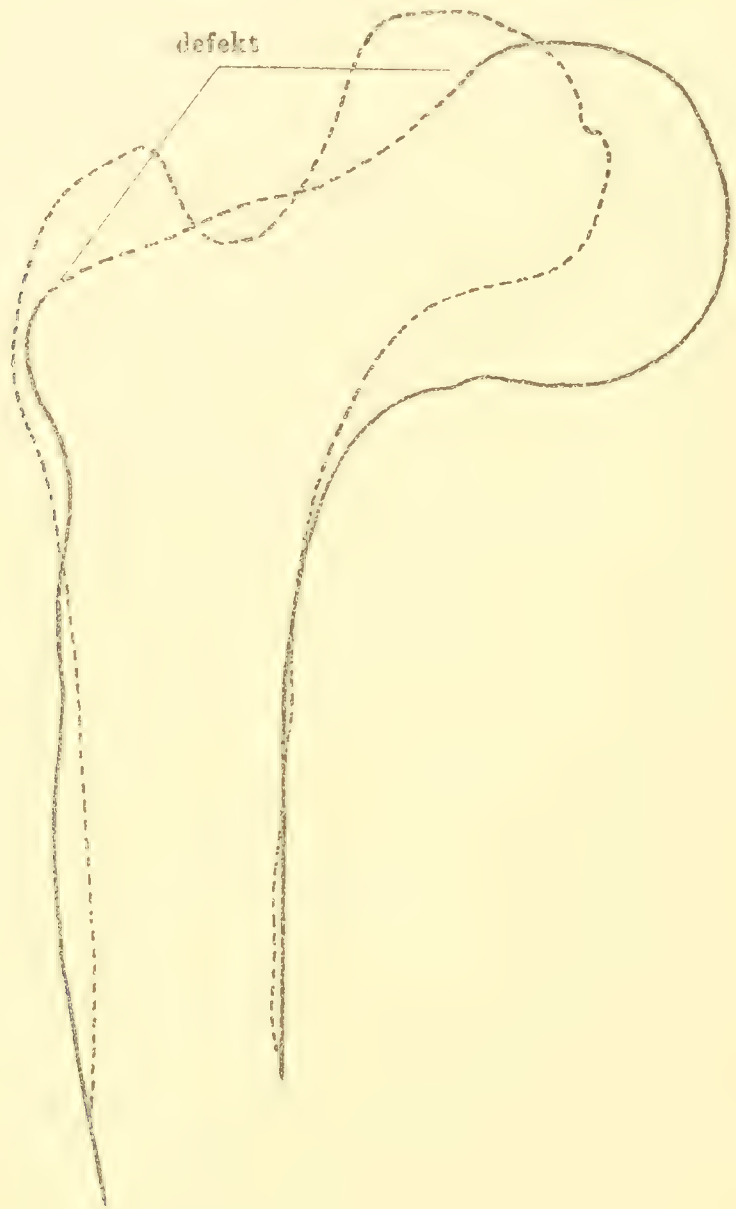



Fig. 5.
Frontalschnitt durch den proximalen Femurteil von Spy. ---- und Australier K 29.

habe ich nicht berücksichtigt, da es für unsere Zwecke zu defekt ist.

Neben der Kürze des Schenkelhalses fällt uns bei den Australiern und bei Aurignac die geringe Ausdehnung desselben

in vertikaler Richtung auf im Vergleich zu dem Neanderthaler. Dieser sowohl als auch Spy und das Femur des jugendlichen Monstier lassen uns einen viel grösseren vertikalen Durchmesser erkennen, Tatsachen, die ich auch an einigen Zahlen zeigen möchte, die nach der l. c. erwähnten Methode ge-

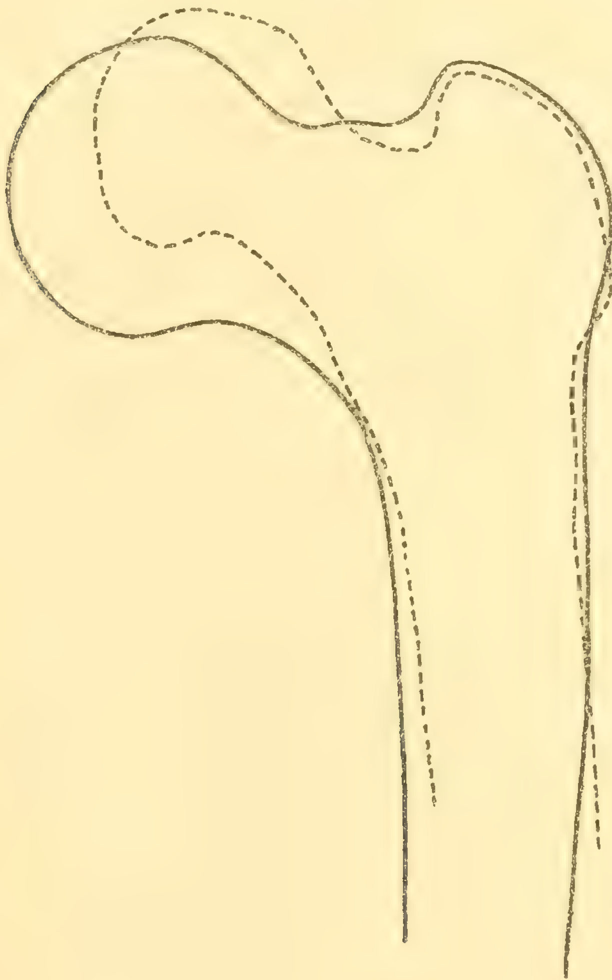


Fig. 6.

**Frontalschnitt durch den proximalen Femurteil von Monstier —— und Australier K 74 - - .**

wonnen sind. Dasselbe lässt sich auch vom frontalen und sagittalen Durchmesser behaupten, kurz, der Schenkelhals der Australier und auch des Homo Aurignacensis ist bedeutend zierlicher gebaut als der der Neanderthaler. Sehr schön demonstrieren dies Querschnitte durch die Schenkelhalsmitte, die

senkrecht zur Längsachse des Halses aufgenommen sind. So zeigt uns Fig. 9 den frappanten Unterschied zwischen dem linken Neanderthalfemur und dem 58 mm längeren Australier-

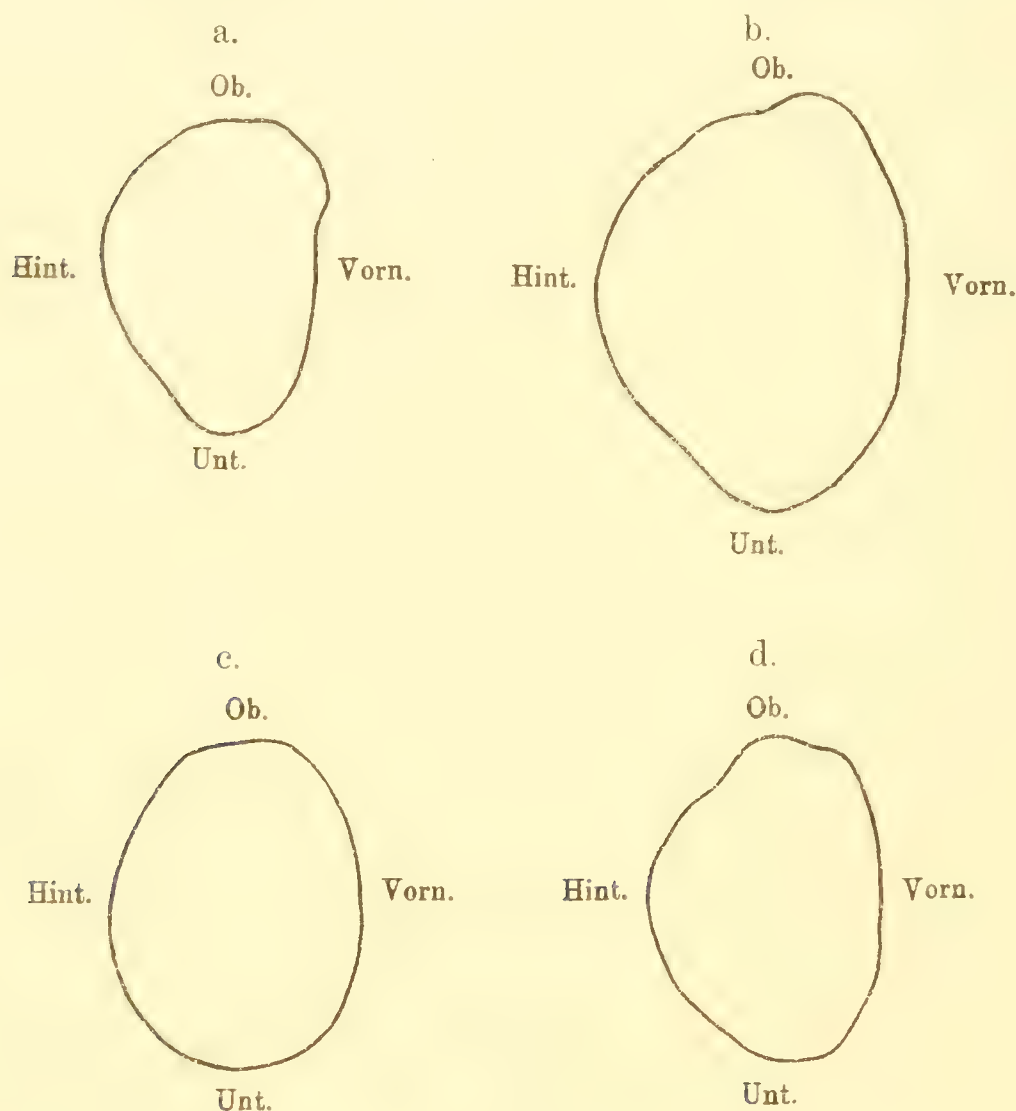



Fig. 7.
Querschnitt durch den Schenkelhals von a) Australier K 92, b) Neanderthal, c) Australier K 29, d) Aurignac.

Oberschenkel K 92 und Fig. 11 die enorme Differenz zwischen dem Schenkelhals von Monstier und dem des 56 mm längeren Australier K 74. Schliesslich möchte ich noch auf Fig. 8 hinweisen, in der wir mit ausgezogenem Strich einen idealen

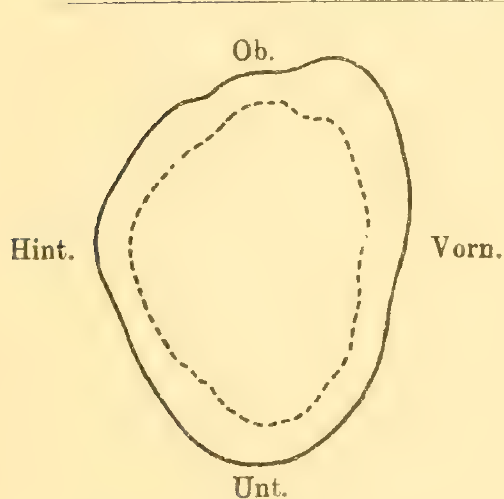



Fig. 8.
Querschnitt durch den Schenkelhals der Neanderthaler r. —— und Aurignac ······.

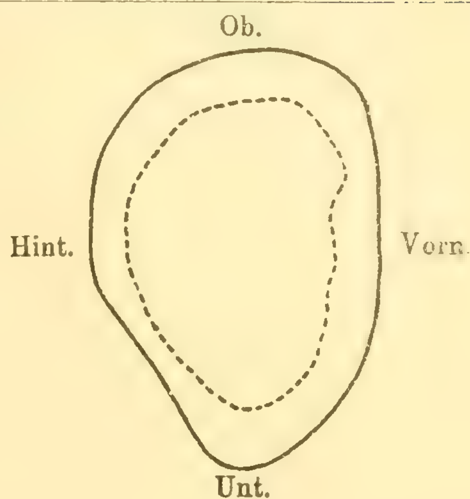



Fig. 9.
Querschnitt durch den Schenkelhals bei Neanderthal l. —— und Australier K 92 r. .

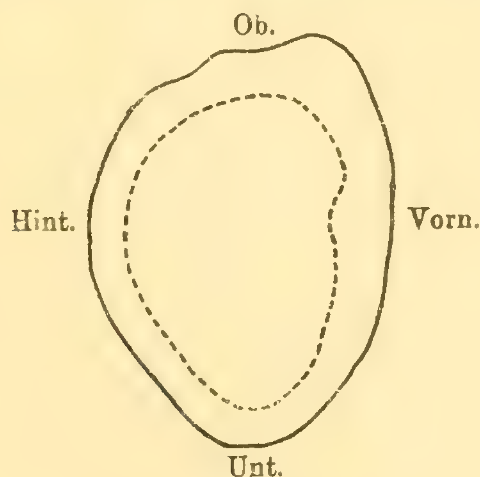



Fig. 10.
Querschnitt durch den Schenkelhals beim Neanderthaler r. —— und Australier K 92 .

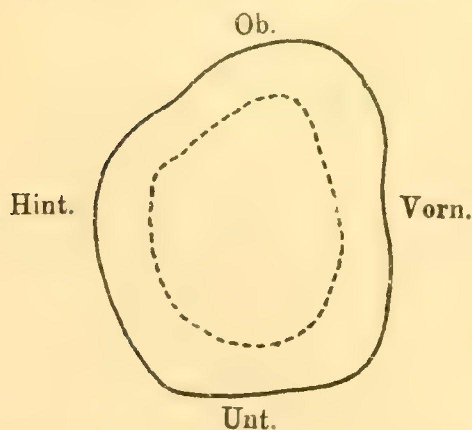



Fig. 11.
Querschnitt durch den Schenkelhals bei Monstier —— und Australier K 74 ······.

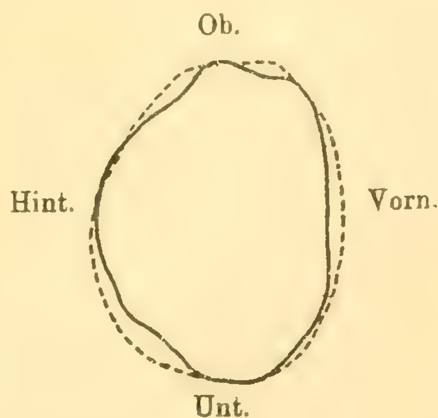



Fig. 12.
Querschnitt durch den Schenkelhals bei Aurignac —— und Australier K 29 ······.

Querschnitt durch die Halsmitte des rechten Neanderthalfemur sehen, in welchem der viel kleinere vom Homo Aurignacensis eingezeichnet ist, während sich in Fig. 12 die betreffenden Perigramme des letzteren und eines Australiers fast decken.

Nach W. Lustig.

| | Durchmesser des Collum | | Länge des Collum | Neigungswinkel in ° |
|---|---|---|---|---|
| | sagittal | vertikal | | |
| Australier K. 43 | 23 | 30 | 51 | 124 |
| „ K. 8 r. | 23 | 36 | 43 | 131 |
| „ 9 l. | 25 | 34 | 51 | 125 |
| „ 7 r. | 21 | 28 | 41 | 133 |
| „ 7 l. | 20 | 27 | 37 | 12[illegible] |
| „ K. 29 l. | 26 | 32 | 53,5 | 131 |
| „ K. 44 | 23 | 30 | 40 | 125 |
| „ D. V. l. | 23 | 31 | 41 | 130 |
| „ 21 l. | 15 | 22 | 36 | 131 |
| „ 33 l. | 20 | 25 | 46 | 135 |
| „ 65 l. | 21 | 28 | 40 | 124 |
| „ 20 r. | 21 | 27 | 43 | 131 |
| „ 74 r. | 20 | 26 | 45 | 131 |
| „ 42 r. | 25 | 32 | 50 | 137 |
| Aurignac l. | 24 | 33 | 44 | 119 |
| „ r. | 24 | 34 | 45 | 122 |
| Monstier | 34 | 35 | 47 | 106 |
| Spy r. | 39 | 39 | 61 | 115 |
| Neanderthal r. | 34 | 38 | 50 | 117 |

Wir sahen also, dass bei den Femora, die einen zierlichen und grazilen Hals besitzen, der Collo-Diaphysenwinkel ein viel grösserer ist als bei den Oberschenkeln, deren Neigungswinkel kleiner ist, so dass unverkennbar ein bestimmtes Verhältnis zwischen dem Collo-Diaphysenwinkel und der Formation des Halses besteht, wie eine Vergleichung der einzelnen Perigramme lehrt. Der Grund und die Erklärung für diese Erscheinung ist in der einfachen Überlegung zu suchen, dass die mechanischen

| | Grösste Femurlänge | Länge des Halses absolut | Länge des Halses % auf die Femurlänge bezogen |
|---|---|---|---|
| Aurignac l. . . . . | 410 | 44 | 10,7 |
| Monstier . . . . . | 371 | 47 | 12,7 |
| Spy . . . . . . . . | 430 | 61 | 14,2 |
| Neanderthal . . . . | 439 | 50 | 11,4 |
| Australier K. 34 l. . | 473 | 51 | 10,8 |
| „ K. 8 r. . | 423 | 43 | 10,6 |
| „ K. 9 l. . | 466 | 51 | 11 |
| „ K. 7 r. . | 453 | 41 | 9,1 |
| „ K. 44 . . | 409 | 40 | 9,7 |
| „ K. 29 l. . | 483 | 53,5 | 11,0 |
| „ K. 21 l. . | 367 | 36 | 9,5 |
| „ K. 33 l. . | 405 | 46 | 11,2 |
| „ K. 65 l. . | 436 | 40 | 9,0 |
| „ K. 20 r. . | 412 | 43 | 10,5 |
| „ K. 74 r. . | 427 | 45 | 10,5 |
| „ K. 42 r. . | 423 | 50 | 11,8 |

Verhältnisse für einen Hals, der mehr in der Richtung des Schaftes steht, günstiger sind als für ein mehr geneigtes Collum, dessen ebenso gute Tragfähigkeit eben in letzterem Falle durch eine Zunahme der Knochensubstanz bewirkt werden muss. Diesen Zustand kann man ebenso wie den steilen Schenkelhals als ein primäres Stadium betrachten, ersteren für den West-, letzteren für den Osttypus charakteristisch. Andererseits aber ist die Möglichkeit gegeben, den geneigten Hals des Neanderthalers als einen sekundären Zustand aufzufassen, als eine Wirkung des aufrechten Ganges auf jene unter äusserst ungünstigen Verhältnissen lebende Rasse. Bekanntlich musste dieses bereits im Tertiär sich von Afrika über das ganze Nordland, über das jetzige Frankreich und Deutschland hinaus auf den Nordwestkontinent, der mit Amerika zusammenhing, ausbreitende Volk die furchtbare Katastrophe des Hereinbruches des Nordlandeises, das Versinken von Festlandsmassen über-

leben, und die unendlich vielen misslichen Bedingungen, unter denen diese Urbewohner in den Glazial- und Interglazialzeiten während mehrerer Jahrtausende zu leiden hatten, bis sie dann mit der aus Osten kommenden Aurignacrasse einen neuen Kampf aufnehmen mussten und besiegt sich einerseits nach dem Norden, andererseits in die Alpentäler zurückzogen, waren es, die einen schädigenden Einfluss auf den Organismus jener Urmenschen ausüben konnten. Dieser Überzeugung ist auch Klaatsch, der [1]) für die Neanderthalrasse auch in kultureller und psychischer Beziehung eine gewisse Inferiorität annimmt, und der an einer Stelle [2]) treffend sagt, dass fast jeder Neanderthalfund uns „ein Stück Leidensgeschichte" erzählt, indem er an den Fund in Düsselthal erinnert, der eine Luxation im linken Ellbogengelenk aufweist, und an den Knaben von Monstier, bei dem sich die Retention eines Caninus und eine Störung im linken Unterkiefergelenk befindet. So können wir uns auch erklären, dass beim Übergang der halbaufrechten Haltung in die aufrechte die geänderten Belastungsverhältnisse nicht nur auf das Skelett, sondern auch auf den gesamten menschlichen Organismus in verschiedener Weise einwirkten, und dass der geneigte, dicke, plumpe Hals der Neanderthaler als Folge der Erwerbung des aufrechten Ganges zu betrachten ist, während die Ostmenschen, die unter viel günstigeren Verhältnissen lebten, nicht in der Weise auf die veränderte Haltung reagierten. Ihnen garantiert der zierliche, dünne, doch gleichzeitig steile Hals eine ebenso gute Tragfähigkeit. Doch noch eines Faktors möchte ich hier gedenken, nämlich der Länge des Schenkelhalses. Auf den Figg. 2—6 können wir sehen, dass die Australier und Aurignac — wie ich vorhin bereits

[1]) Klaatsch, H., Die Morphologie und Psychologie der niederen Menschenrassen in ihrer Bedeutung für die Kriminalistik. Verhandl. d. 7. internationalen Kongresses für Kriminal-Anthropologie in Köln a. Rh. Oktober 1911.

[2]) Klaatsch, H., Die Erwerbung der aufrechten Haltung und ihre Folgen. Verh. d. Anatomischen Gesellschaft in Greifswald. Mai 1913.

erwähnte — einen viel kürzeren Hals besitzen als die Neanderthaler, eine Tatsache, die für die Tragfähigkeit von grösster Bedeutung ist. Denn diese wird wachsen bei kurzem Hals und grossem Neigungswinkel, dagegen wird sie bei langem Hals und kleinem Winkel geringer sein. So können wir uns auch den langen, aber dicken und plumpen Hals vom Neanderthaler und von Spy erklären. Hier könnte man einwenden, dass auf meinen vorhin angeführten Tabellen z. B. bei den Australiern die Grösse der einzelnen Halsdurchmesser oder die Länge desselben nicht immer genau Hand in Hand gehen mit der Grösse des Neigungswinkels. Doch mit Unrecht. Denn gerade deswegen habe ich hier die Zahlen gebracht, um zu zeigen, dass wir es bei dem menschlichen Skelet nicht mit mathematisch genauen Verhältnissen zu tun haben, und dass selbst bei den unvermischten Australiern geringe Variationen vorkommen können. Nur im Verein mit der morphologischen Betrachtung werden sie uns auf richtige Bahnen führen. So können wir auch in unserem Falle die Hauptsachen, auf die ich hingewiesen habe, aus den Tabellen herauslesen.

Sehr instruktiv sind für die erwähnten Verhältnisse auch die Figg. 13—17, die Transversalschnitte durch den Schenkelhals darstellen, die also durch die Mittellinien, die wir uns auf der vorderen und hinteren Collumfläche konstruieren können, gelegt sind. Sie zeigen uns deutlich den besprochenen Unterschied in der Formation und der Länge des Halses, auch die verschiedene Gestaltung des Kopfes und des proximalen Femurteiles tritt deutlich hervor. Die einzelnen Differenzen zu beschreiben, gehört nicht in den Rahmen meiner Aufgabe. Nur auf einige interessante Punkte möchte ich aufmerksam machen, z. B. auf die verschiedene Ausbildung der Linea obliqua und der Crista intertrochanterica. Während erstere beim Neanderthaler, bei Spy und Monstier fehlt und letztere bei diesen nur angedeutet ist, treten diese beiden Knochenerhebungen bei den

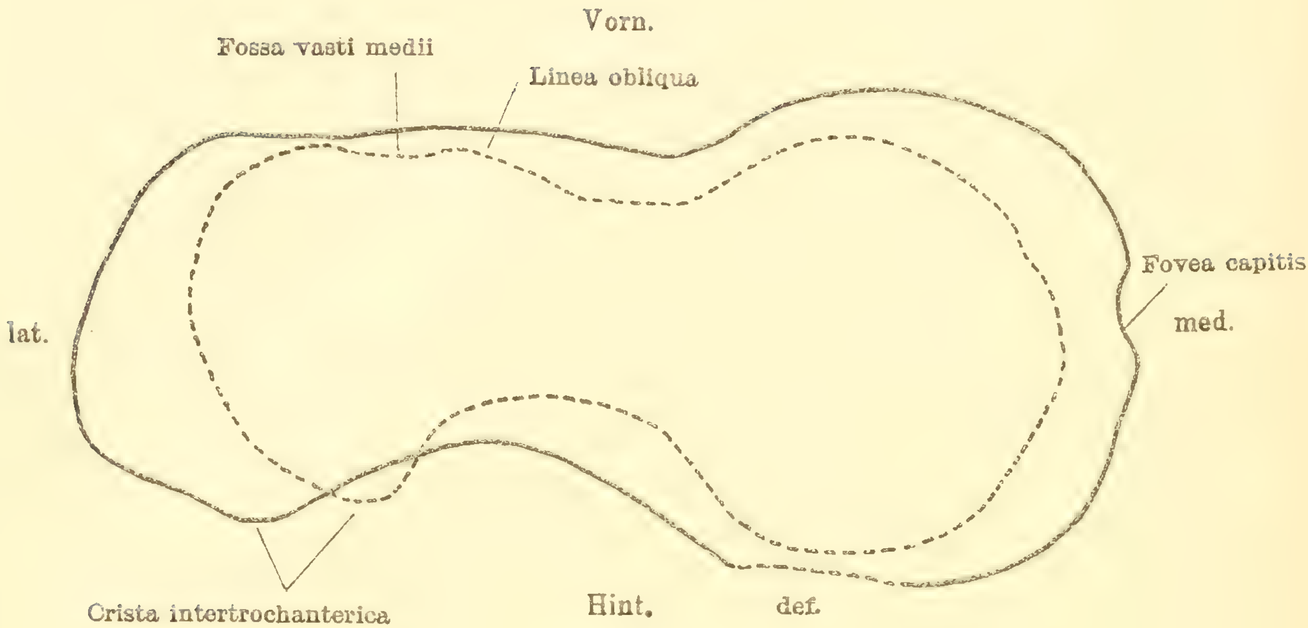



Fig. 13.
Transversalschnitt durch den Schenkelhals Neanderthal r. —, Aurignac

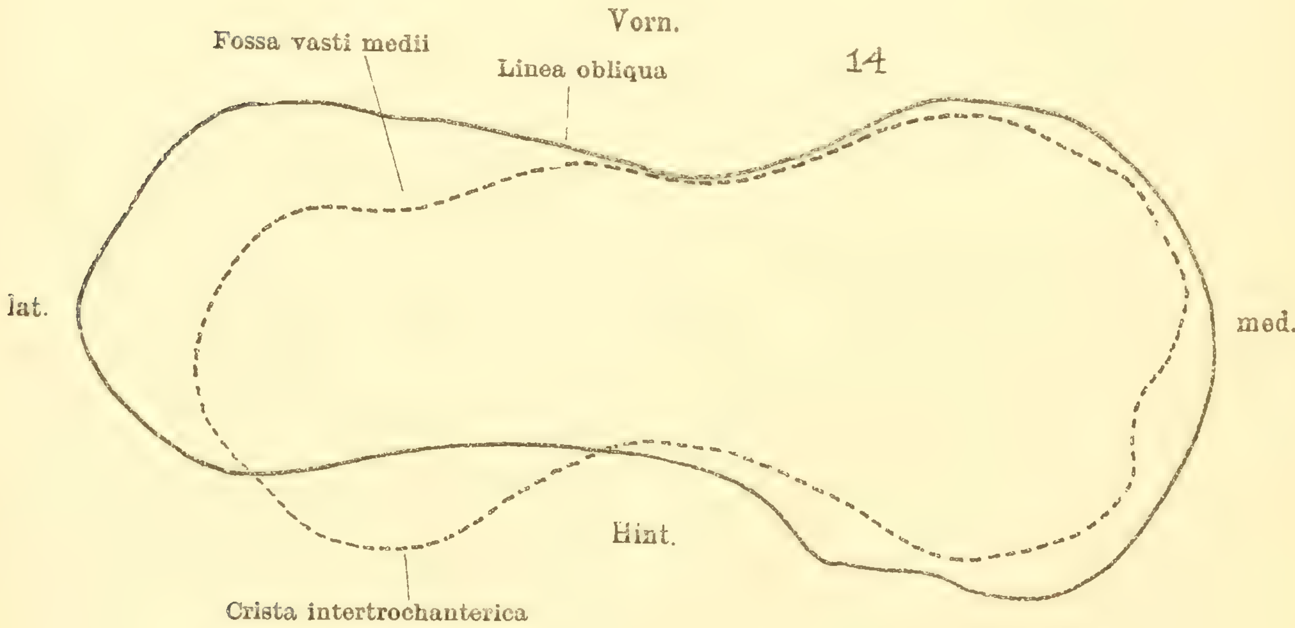



Fig. 14.
Transversalschnitt durch den Schenkelhals Spy —, Australier K 29

Australiern und auch bei Aurignac stark hervor. So zeigt uns besonders Fig. 13 gut den diesbezüglichen Unterschied zwischen dem Neanderthaler und dem Homo Aurignacensis und Fig. 17 die Ähnlichkeit zwischen ersterem und Spy. Auch in Fig. 15 sehen wir, wie sehr das starke Hervorspringen der Crista intertrochanterica die Gestaltung des Knochens ändern muss, wir erkennen, wie die Kurve beim Australier an der betreffen-

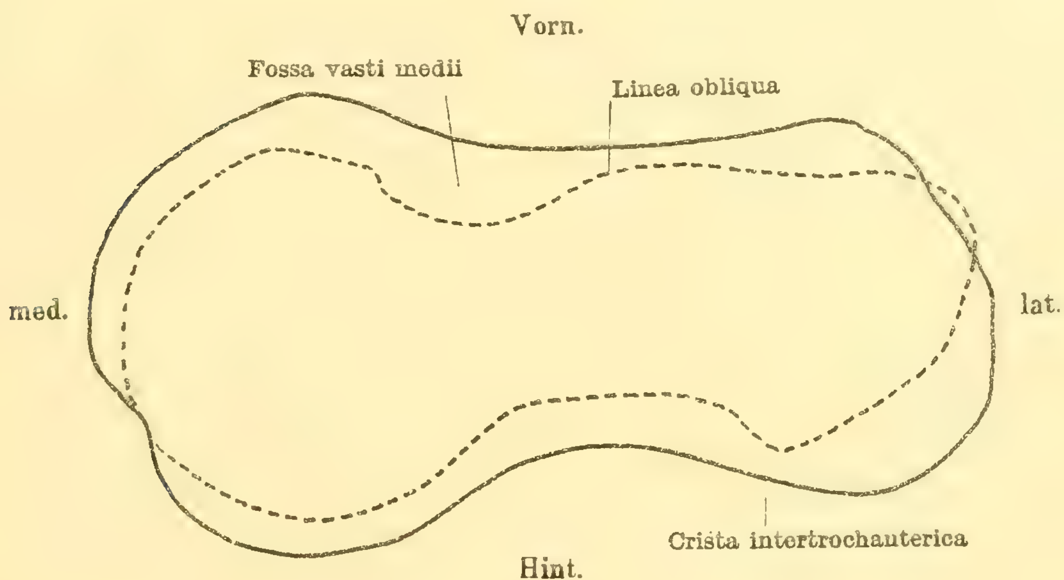



Fig. 15.
Transversalschnitt durch den Schenkelhals Monstier , Australier K 74 .

den Stelle die Form eines stark gebogenen S beschreibt, während sie bei Monstier viel seichter und flacher verläuft. Ferner möchte ich auf die von mir so benannte „Fossa vasti medii“ [1]) hinweisen, die besonders in Fig. 13 gut zu erkennen ist. Sie dient dem Musculus vastus medius sive cruralis zum Ursprung und ist bei den Australiern (Figg. 14, 15, 16) und bei Aurignac (Fig. 13) gut entwickelt, während wir beim Neanderthaler und

[1]) Lustig, W., Die Fragmente der Station „Hohler Fels“. Korrespondenzblatt für Anthropologie, Ethnologie usw.

auch bei Spy und Monstier an der betreffenden Stelle nichts von einer Knochenvertiefung bemerken können.

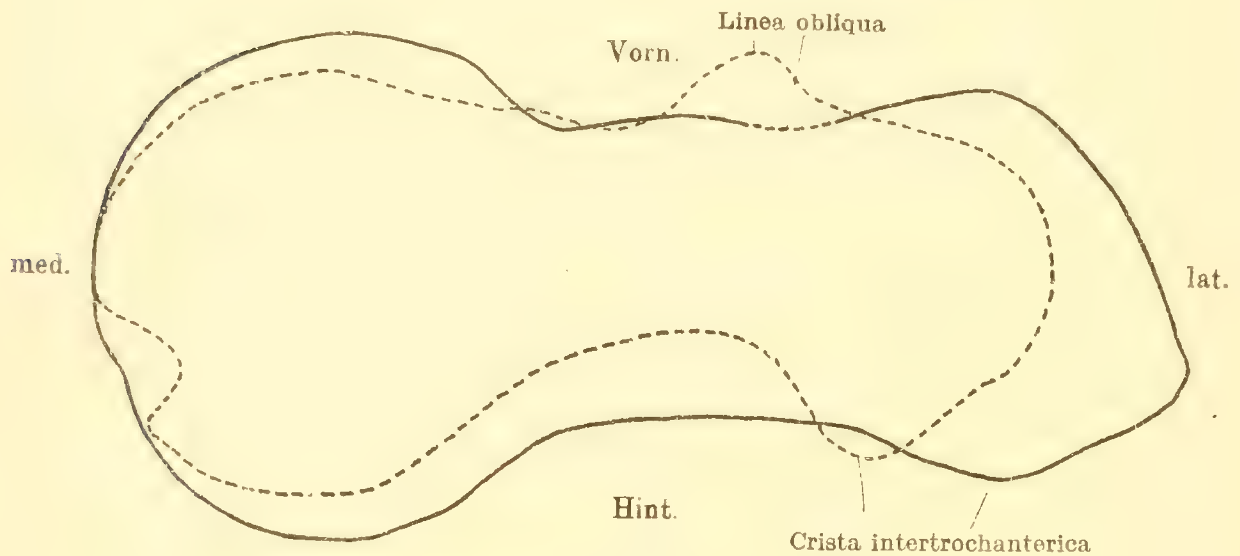



Fig. 16.
Transversalschnitt durch den Schenkelhals Neanderthal l. ——, Australier K 92 .

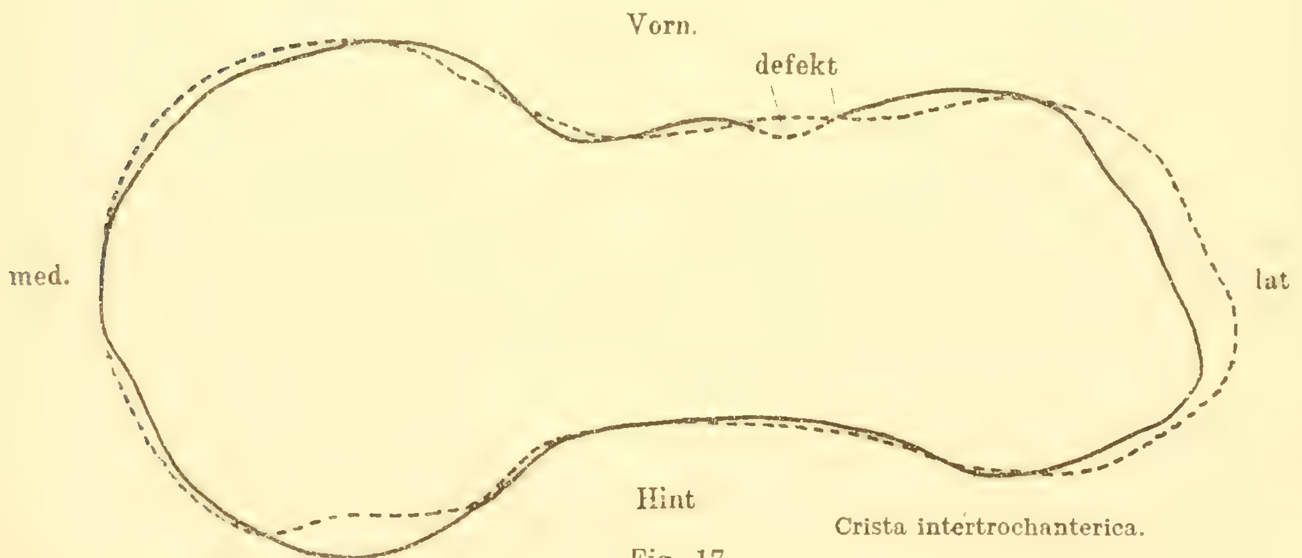



Fig. 17.
Transversalschnitt durch den Schenkelhals beim Neanderthaler l. —— und Spy. l .

Gehen wir nun zur Betrachtung des proximalen Femurteiles über, so möchte ich zunächst die drei Stellen erwähnen,

an denen ich die Querschnitte durch denselben aufnahm. Dies ist erstens die Mitte des Trochanter minor, zweitens wählte ich eine Stelle, die 1 cm über und drittens eine, die $1^1/_2$ cm unter demselben lag, so dass wir einen oberen, mittleren und einen unteren proximalen Schaftquerschnitt unterscheiden können. Das Femur stand bei der Aufnahme dieser Perigramme stets senkrecht zur Unterlage.

Bekanntlich spielt in der Morphologie des oberen Femurteiles die „Platymerie“ eine grosse Rolle. Darunter wollte Manouvrier das Überwiegen des transversalen Durchmessers gegenüber dem sagittalen verstanden wissen. Doch die Stelle, an der diese „Platymerie“ gemessen werden soll, ist durchaus nicht einheitlich festgelegt. Manouvrier wählt die Stelle, an der die grösste Differenz zwischen sagittalem und vertikalem Durchmesser besteht, während Martin vorschlägt, die betreffenden Masse 3 cm unterhalb des Trochanter minor zu nehmen. Aus der Proportion der beiden Durchmesser wird der Index platymericus gebildet:

$$J = \frac{\text{Sagittaler Durchmesser} \times 100}{\text{Transversaler Durchmesser}}$$

Man hat im übrigen neben dieser sagittalen Platymerie, unter der man also ein grosses Überwiegen des transversalen Durchmessers gegenüber dem sagittalen verstand, auch eine transversale Platymerie unterschieden, die Lehmann-Nitsche auch als Stenomerie bezeichnet, während mehr runde Femora eurymer genannt werden. Der Vollständigkeit halber will ich noch erwähnen, dass Bumüller die Femora so einteilt:

Index x bis 84,9 platymer,
Index 85 bis 99,9 eurymer,
Index 100 bis x stenomer.

Da jedoch — wie erwähnt — der Ort der Messung nicht einheitlich festgelegt ist, andererseits die Indices gerade hier — was auch Paul Boncour betont[1]) — keine exakte Vorstellung von der Platymerie geben, so habe ich darauf verzichtet, hier diesbezügliche Tabellen anzuführen, sondern will mich lediglich auf die Vergleichung der einzelnen Perigramme beschränken.

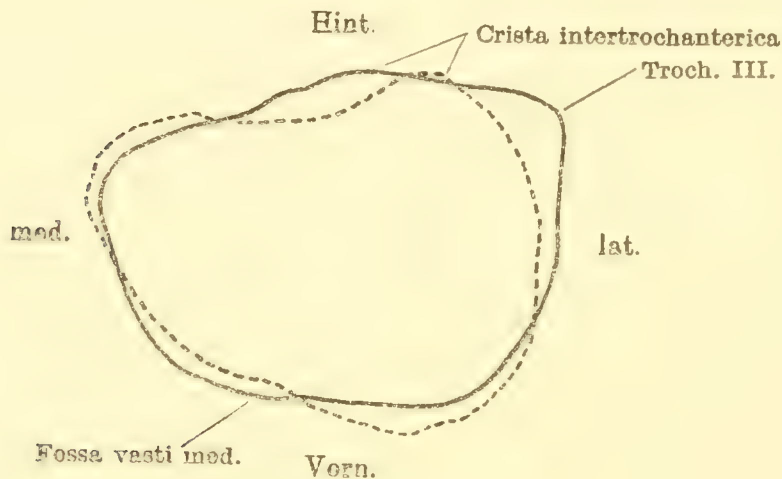



Fig. 18a.

**Femurquerschnitt 1 cm über dem von Fig. 18b beim Neanderthaler ---- und Aurignac ——.**

Betrachten wir zunächst einmal die beiden ineinander gezeichneten oberen proximalen Querschnitte vom Neanderthaler und Aurignac, so sind wir eigentlich überrascht, keine grössere Verschiedenheit zwischen ihnen zu finden. Denn nach den früheren vergleichenden Perigrammen dürften wir auch hier eine stärkere Differenz erwarten. Beide Kurven geben so ziemlich die Form eines Trapezes wieder, im einzelnen aber lassen sich doch einige Formdifferenzen feststellen. So sehen wir

1) Boncour, Paul, Etudes des modifications squelettiques consécutives à l'hémiplégie. I. Le Fémur. Bull. de la Soc. d'Anthropol. de Paris. Sér 5. Tome 1. 1900.

bei Aurignac auch hier an der Vorderseite die Fossa vasti medii, während die Neanderthalkurve an der betreffenden Stelle

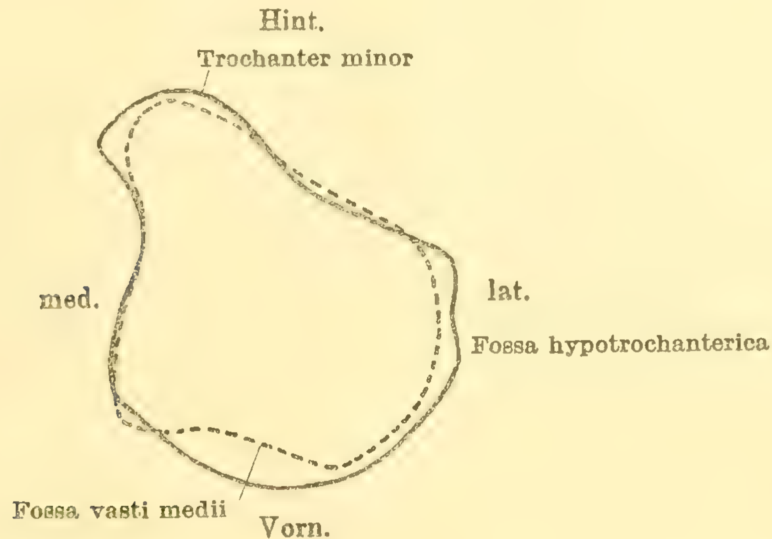



Fig. 18 b.

Femurquerschnitt in Höhe der Mitte des Trochanter minor vom Neanderthaler —— und Aurignac - - - .

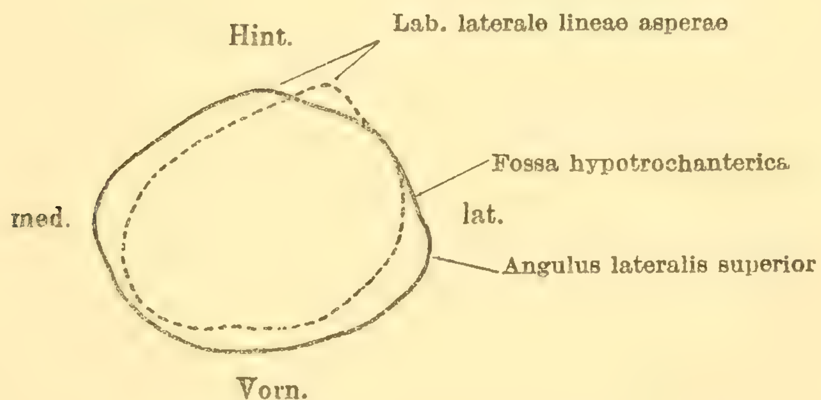



Fig. 18 c.

Femurquerschnitt $1\frac{1}{2}$ cm unter dem von Fig. 18 b beim Neanderthaler —— und Aurignac - - - .

plan, ja sogar etwas konvex erscheint. Andererseits befindet sich bei der letzteren an der lateralen Seite der mächtige Vor-

sprung des Trochanter tertius, wovon bei Aurignac hier nichts zu bemerken ist. Endlich möchte ich auf die verschiedene Konfiguration der Hinterfläche aufmerksam machen, die vor allem bedingt ist durch die ungleich starke Ausbildung der Crista intertrochanterica.

Vergleichen wir nun den mittleren proximalen Schaftquerschnitt der beiden miteinander, so bemerken wir auch hier eine verhältnismässig grosse Übereinstimmung. Beide Perigramme gleichen einem Quadrat, wenn man sich den bei beiden starken Vorsprung des Trochanter minor fortdenkt. Eine stärkere Abweichung macht sich nur an der Vorderfläche geltend, wo an der Stelle der tiefen Fossa vasti medii des Homo Aurignacensis beim Neanderthaler eine deutliche Konvexität auftritt. (Fig. 18b.)

Schon wesentlich verschiedener sind die unteren proximalen Schaftquerschnitte (Fig. 18c). Während die Aurignackurve im ganzen eine mehr rundliche Gestalt hat, sehen wir beim Neanderthaler ein wesentliches Überwiegen des transversalen Durchmessers gegenüber dem sagittalen. Dies ist zum grössten Teil auf jene seitliche Ausladung des Knochens zurückzuführen, die Klaatsch[1]) den „Angulus lateralis superior" nennt. Hinter demselben liegt — wie auch auf Fig. 18b zu sehen ist — die Fossa hypotrochanterica, die, ebenso wie der Trochanter tertius, ein Ansatzrelief für den Musculus glutaeus bildet und so genau die Hinterfläche des Angulus lateralis superior einnimmt, dass ein Zusammenhang zwischen diesen beiden Bildungen unverkennbar ist. Ferner springt das laterale Labium der Linea aspera bei Aurignac in viel stärkerem Masse hervor als beim Neanderthaler. In Fig. 19a, b und c habe ich die Perigramme vom linken

[1]) Klaatsch, H., Die wichtigsten Variationen am Skelet der freien unteren Extremität des Menschen und ihre Bedeutung für das Abstammungsproblem. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1900.

Neanderthaler und von Spy gezeichnet, der in seinen Dimensionen den ersteren noch übertrifft. Das ist vor allem gut in Fig. 19 a zu sehen, die uns besonders die starke Vergrösserung

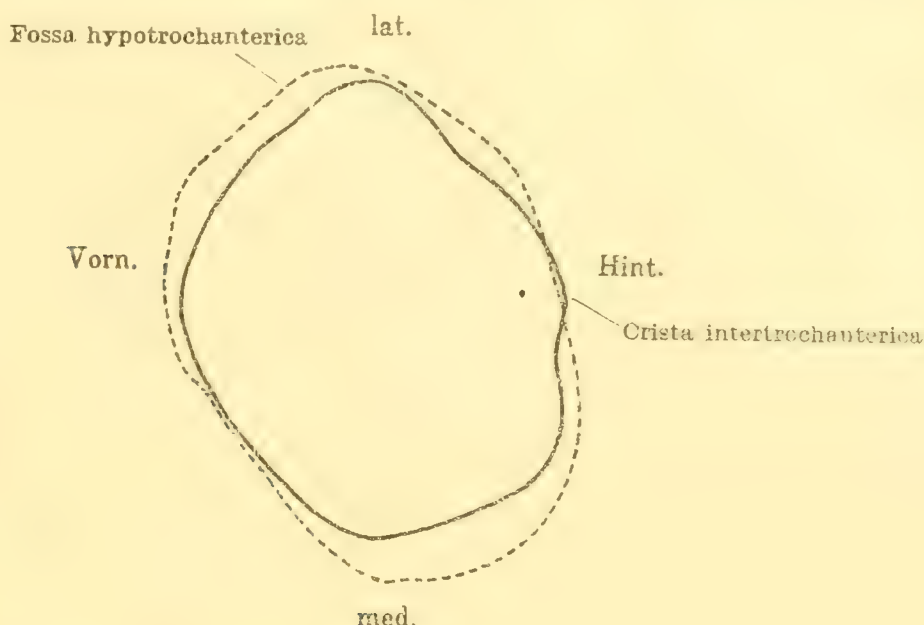



Fig. 19 a.

Femurquerschnitt 1 cm über dem von Fig. 19 b beim Neanderthaler und Spy .

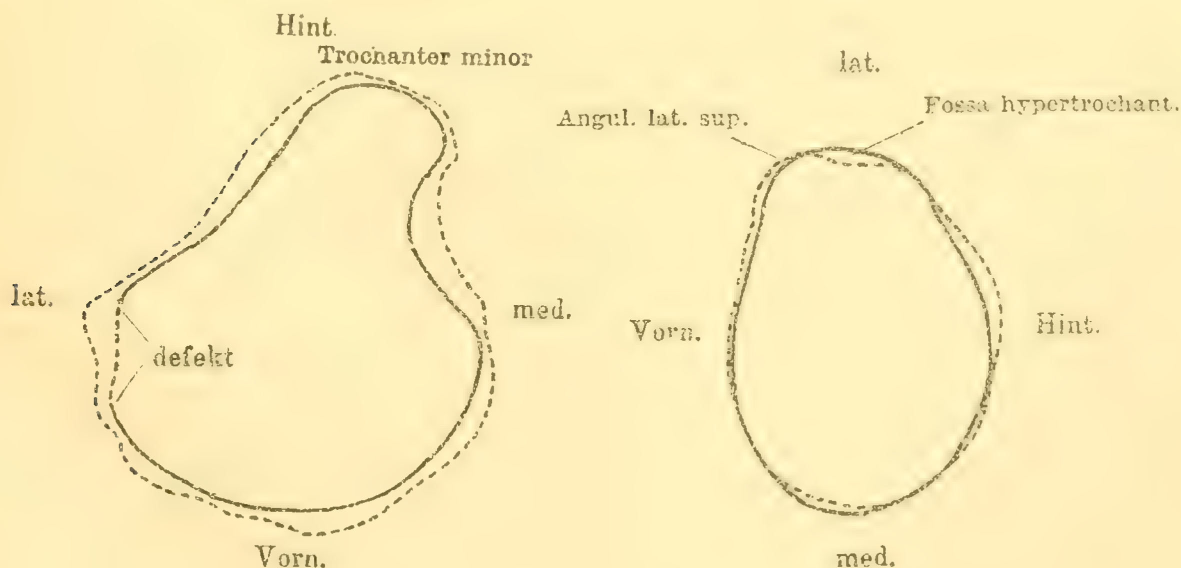



Fig. 19 b.

Femurquerschnitt in Höhe der Mitte des Trochanter minor vom Neanderthaler l. —— und Spy .

Fig. 19 c.

Femurquerschnitt 1½ cm unter dem von Fig. 19 b beim Neanderthaler und Spy .

des transversalen Durchmessers zeigt. Auch der Trochanter minor ist viel stärker entwickelt, wie wir aus Fig. 19 b er-

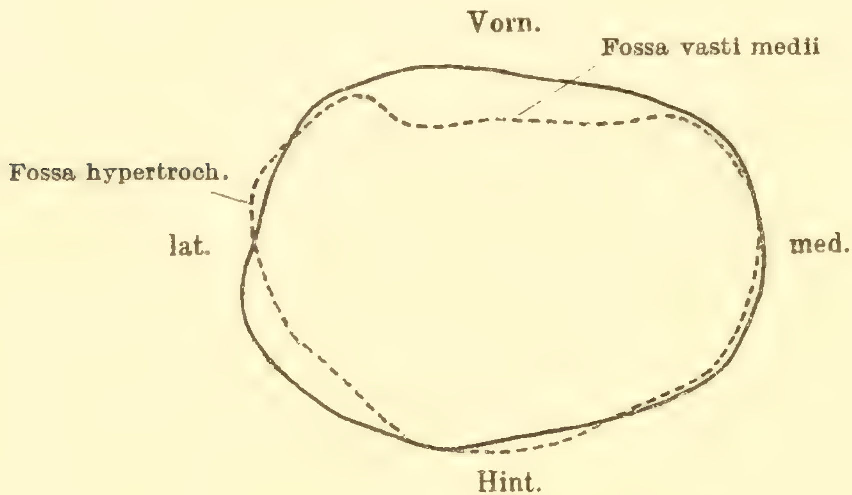



Fig. 20 a.
Femurquerschnitt 1 cm über dem von Fig. 20 b bei Spy —— und Australier K 29.

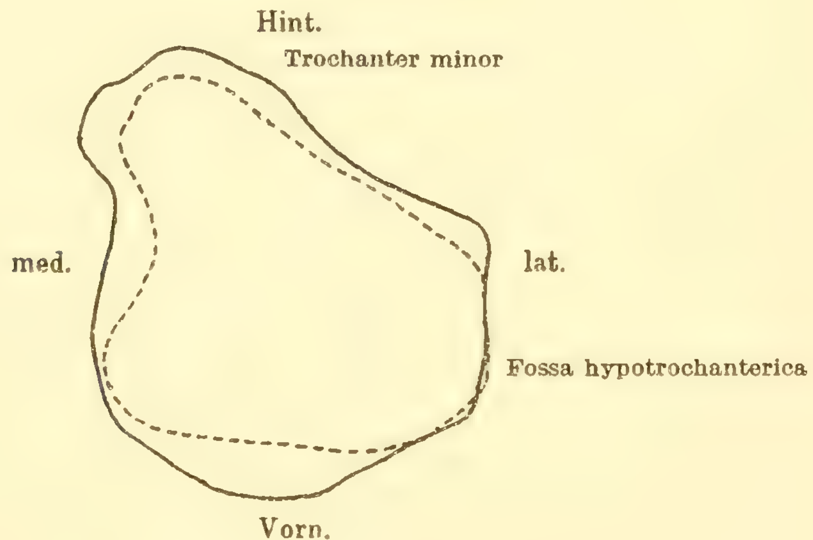



Fig. 20 b.
Femurquerschnitt in Höhe der Mitte des Trochanter minor von Spy —— und Australier K 29 - - .

sehen können. Ebenso ist der Angulus lateralis superior, der die Grenze darstellt zwischen dem Extensorenursprung und der Glutäalinsertion und die Fossa hypotrochanterica gut aus-

gebildet, während letztere am rechten Neanderthalfemur schlechter hervortritt als am linken. Fig. 19 c zeigt uns in schöner Weise die bei beiden bestehende sagittale Platymerie, d. h. also das Überwiegen des transversalen Durchmessers gegenüber dem sagittalen.

Was endlich die Australier anbetrifft, so können wir aus den Figg. 20 und 21 erkennen, dass sie in allen der drei Querschnitte bedeutend hinter dem Neanderthaler und Spy zurückstehen. Zwar finden wir auch bei ihnen einen gut ausgeprägten Angulus lateralis superior, doch eine so starke Platymerie wie

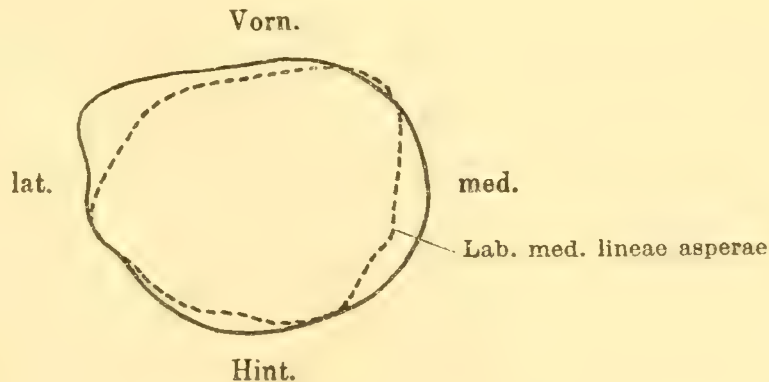



Fig. 20 c.

Femurquerschnitt $1\frac{1}{2}$ cm unter dem von Fig. 20 b bei Spy —— und Australier K 29 .......

bei den Neanderthalern ist nicht vorhanden. Allerdings sehen wir in Fig. 20 a, dass das bedeutend längere Femur K 29 im oberen proximalen Schaftquerschnitt dem Oberschenkel von Spy an transversaler Breite gleichkommt, doch weiter nach unten zeigt es eine mehr rundliche Form, während der Neanderthaler an der entsprechenden Stelle ein platymerisches Verhalten aufweist.

Erinnern wir uns nun der verschiedenen Grösse des Collo-Diaphysenwinkels bei den einzelnen Femora, so drängt sich auch hier wiederum die Frage auf, ob wir nicht einen Zusammenhang anzunehmen haben zwischen der differenten

Knochengestaltung des proximalen Femurteiles und der Grösse des Neigungswinkels. Für die Entstehung der Platymerie sind

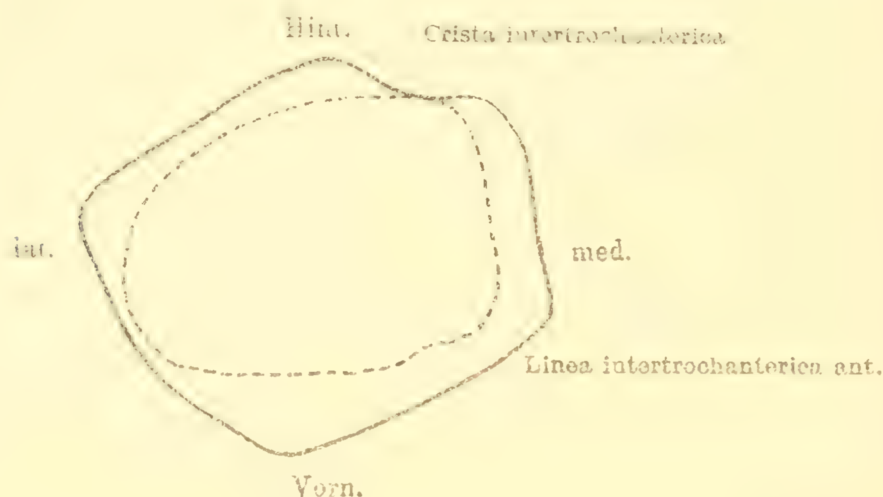



Fig. 21a.

Femurquerschnitt 1 cm über dem von Fig. 20a beim Neanderthaler und Australier K 92 .

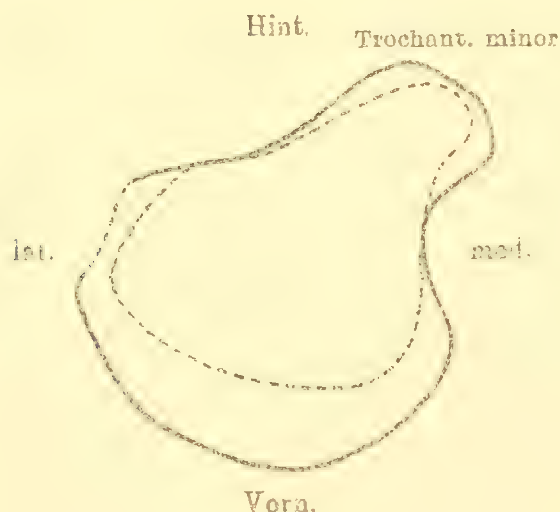



Fig. 21b.

Femurquerschnitt in Höhe der Mitte des Trochanter minor vom Neanderthaler l. —— und Australier K 92 .

die verschiedensten Ursachen angegeben worden. So glaubt Manouvrier vor allem den Musculus cruralis für diese Knochenbildung verantwortlich machen zu müssen, während

W. Turner sie in Zusammenhang bringt mit der Insertionsweise des Musculus glutaeus maximus und der Gewohnheit des Niederkauerns. Bumüller endlich nahm als Ursache der Platymerie eine Art Kampf zwischen den Muskelursprüngen des Cruralis und Glutaeus maximus an. Mag dem nun sein wie ihm wolle, jedenfalls garantiert die grössere relative Breite des proximalen Femurabschnittes — die Platymerie — eine grosse Biegungsfestigkeit gegenüber einer Biegung in frontaler Richtung. Bereits H. Hirsch[1]) stellte diese Überlegung an

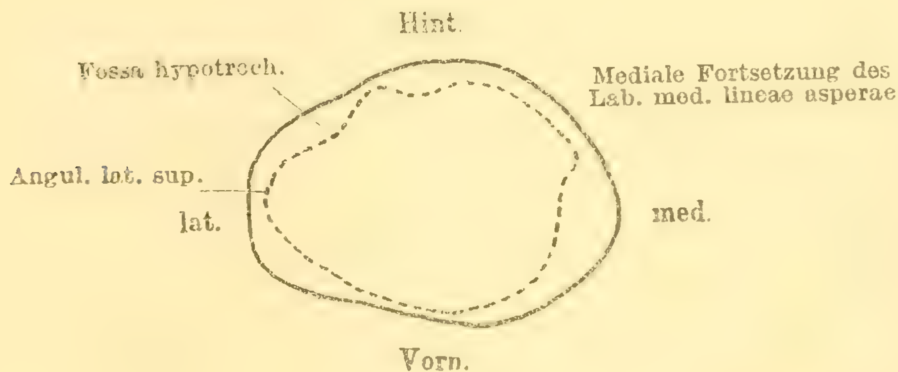



Fig. 21 c.

Femurquerschnitt 1½ cm unter dem von Fig. 20 b beim Neanderthaler —— und Australier K 92

und ich schliesse mich hierin ganz seiner Meinung an. Auch er sah die Platymerie bei Europäern besonders dann auftreten, wenn der Neigungswinkel des Schenkelhalses ein kleiner war, und er bringt den relativ grossen transversalen Durchmesser des proximalen Schaftteiles in Zusammenhang mit dem vertikalen Breitendurchmesser des Halses, den von Mikulicz[1]) bei geneigterem Collum grösser fand als bei steilerem, ein

[1]) Hirsch, Hugo H., Über eine Beziehung zwischen dem Steigungswinkel des Schenkelbeinhalses und dem Querschnitt des Schenkelbeinschaftes. Anat. Hefte. 11. Bd. H. 37.

[2]) v. Mikulicz, Über individuelle Formdifferenzen am Femur und der Tibia des Menschen. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1878.

Verhalten jedoch, das er als „weniger konstant“ bezeichnete. Da nun sicherlich die frontale Biegungsbeanspruchung bei einem Schenkelbein mit kleinerem Collo-Diaphysenwinkel grösser ist als bei einem Femur mit grösserem Neigungswinkel, so gehen wir wohl nicht fehl, wenn wir auch die Platymerie in Zusammenhang bringen mit der Grösse des Neigungswinkels. Damit soll aber nicht etwa behauptet werden, dass dies der einzige Faktor ist, der diese Knochenbildung verursacht hat. Wie überall werden auch hier mehrere Faktoren im Spiele sein

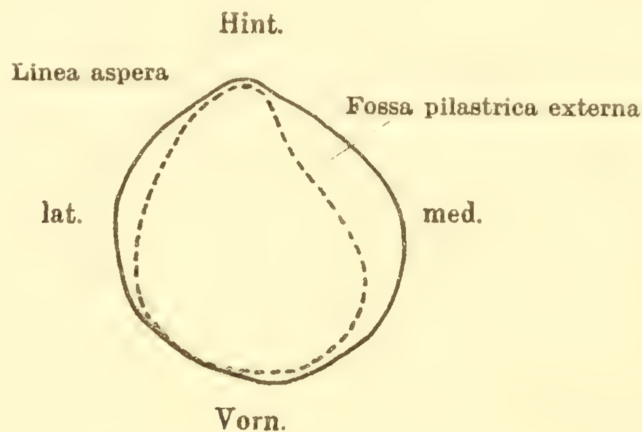



Fig. 22.

Querschnitt durch die Mitte des Schenkelschaftes. Neanderthal ——, Aurignac ·····

und die Ansicht einiger Autoren darüber habe ich vorhin erwähnt.

Bedeutend differenter als die eben besprochenen Perigramme sind die, welche durch die Mitte des Femurschaftes gelegt sind. Ein Blick auf die Fig. 22 zeigt uns deutlich, welch enorme Verschiedenheit hier zwischen dem Neanderthaler und dem Homo Aurignacensis besteht. Während die Kurve des ersteren mehr Kreisform hat, nimmt die des letzteren die Gestalt eines Dreiecks an, dessen Spitze nach hinten gerichtet ist. Sie wird gebildet durch das starke Hervorspringen der Linea aspera, eine Erscheinung, die bekanntlich von Broca „Pilaster“ genannt wurde. Damit wollte er also die Eigentüm-

lichkeit bezeichnen, dass die beiden Labien der Linea aspera gleichsam auf eine Leiste oder einen Kamm aufgesetzt erscheinen. Die Sarasins und Klaatsch halten diesen Ausdruck für unglücklich gewählt und letzterer Autor schlägt vor, zwischen einer Linea und Crista femoris zu unterscheiden und ein Femur mit einer „Crista" als „Kammform" zu bezeichnen. Aus der Proportion des sagittalen und vertikalen Durchmessers wurde ein Index pilastricus berechnet, und zwar ist der

$$J = \frac{\text{sagittaler Durchmesser} \times 100}{\text{transversaler Durchmesser}}$$

Gemessen werden diese Durchmesser in der Mitte des Femur, und in folgendem will ich einige Zahlen anführen.

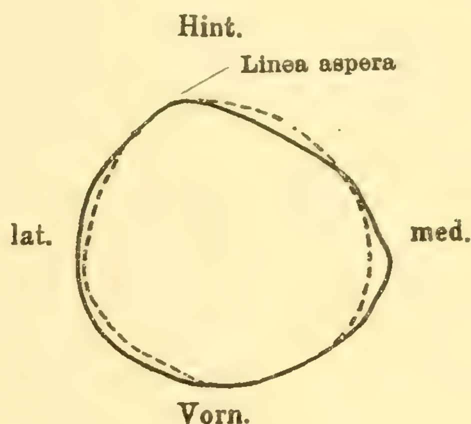



Fig. 23.

Querschnitt durch die Mitte des Schenkelschaftes. Neanderthal 1. ——, Spy 1. - - - -

An dem Perigramm der Schaftmitte kommt die Pilasterform beim Homo Aurignacensis gut zum Ausdruck. Ausserdem sehen wir eine Aushöhlung an der lateralen Seite, die der von Hepburn so bezeichneten Fossa pilastrica externa entspricht und dem Musculus cruralis zum Ursprung dient.

Bei Spy ist dagegen nichts von einer Pilasterform und nichts von einer Fossa pilastrica zu entdecken, ja wir sehen an der betreffenden Stelle sogar eine ausgesprochene Kon-

vexität. Im übrigen gleicht dies Perigramm dem vom Neanderthaler fast vollständig, wie Fig. 23 zeigt.

Ein ganz anderes Verhalten zeigen dagegen die Australier. Noch in viel stärkerem Masse als bei Aurignac ist bei ihnen

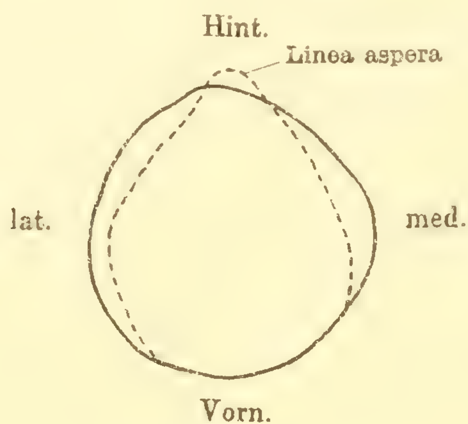



Fig. 24.
Querschnitt durch die Mitte des Schenkelschaftes. Spy —— , Australier K 29

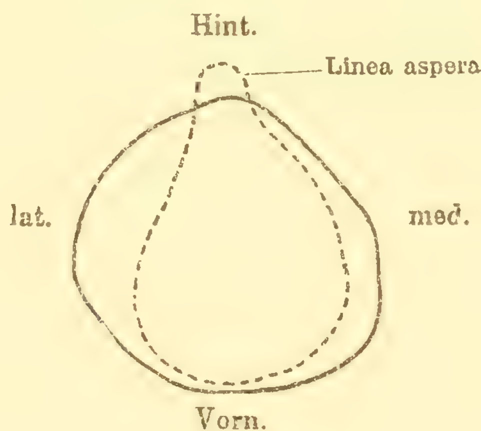



Fig. 25.
Querschnitt durch die Mitte des Schenkelschaftes. Neanderthal I. ——, Australier K 92 .

gewöhnlich die Pilasterform ausgebildet, und Fig. 24 und noch schöner Fig. 25 zeigen typische Beispiele für die Kammform. Ein Vergleich mit dem Neanderthaler und Spy lehrt uns die grosse Verschiedenheit kennen, die zwischen ihnen besteht. Auch Monstier kommt mit seiner runden Querschnittsform den

Neanderthalern nahe, während das zum Vergleich herangezogene Australierfemur eine ganz andere Konfiguration,

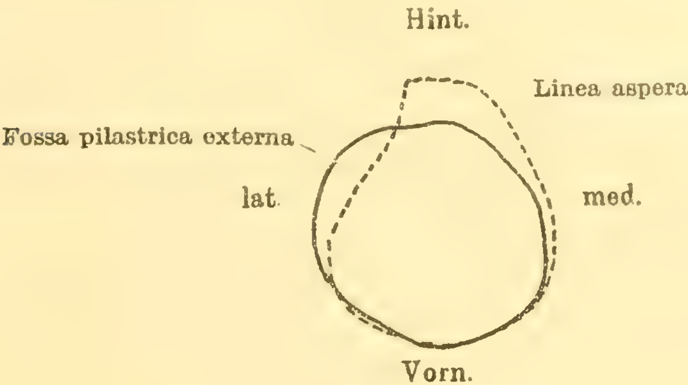



Fig. 26.
Querschnitt durch die Mitte des Schenkelschaftes. Monstier ——, Australier K 74 .

einen typischen „Pilaster" zeigt, wie wir in Fig. 26 sehen können.

| | Durchmesser durch die Schaftmitte | | Index pilastricus |
|---|---|---|---|
| | frontal | sagittal | |
| *Neanderthal r. . . | 30 | 30 | 100 |
| * „ l. . . | — | — | 101 |
| *Spy I r. . . . . . | 30 | 31 | 103 |
| * „ II. l. . . . . . | — | — | 101 |
| Australier K. 43 . . | 22 | 26 | 118,18 |
| „ K. 8 r. . | 25 | 30 | 120 |
| „ K. 9 l. . | 32 | 38 | 118,75 |
| „ K. 7 l. . | 25 | 29 | 116 |
| „ K. 44 l. . | 23 | 26 | 113 |
| „ K. 29 r. . | 26 | 30 | 115,30 |
| „ K. 21 r. . | 17 | 19 | 111,76 |
| „ K. 38 r. . | 25 | 31 | 124 |
| „ K. 21 r. . | 17 | 19 | 111,76 |
| „ K. 66 l. . | 23 | 25 | 108,7 |
| „ K. 34 l. . | 26 | 29 | 111,59 |
| *Aurignac r. . . . . | 26 | 28 | 107,6 |
| „ l. . . . . | 24 | 29 | 120,8 |

* bedeutet nach H. Klaatsch.

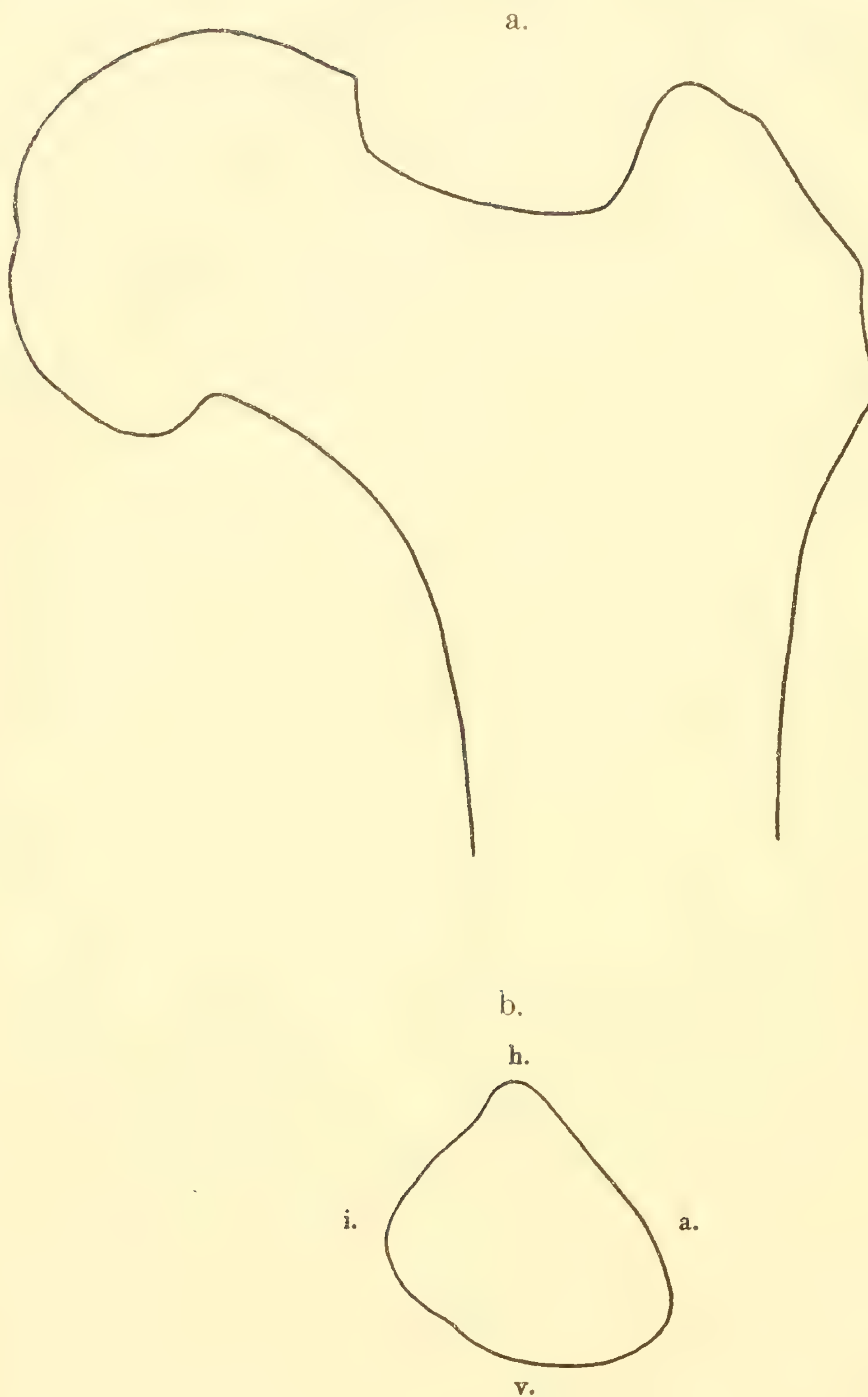



Fig. 27.

a) Frontalschnitt durch das proximale Ende eines linken Schenkelbeines mit geneigtem Halse, b) Querscheibe aus der Mitte des Schaftes desselben Femur nach Hugo H. Hirsch l. c.




Fig. 28.

a) Frontalschnitt durch das proximale Ende eines linken Schenkelbeines mit steilem Halse, b) Querscheibe aus der Mitte des Schaftes desselben Femur nach Hugo H. Hirsch l. c.

Wir haben also gesehen, dass gerade die Femora, die einen grossen Collo-Diaphysenwinkel besitzen, auch eine typische Pilasterform aufweisen, und es liegt nahe, auch hier wiederum diese beiden Erscheinungen in Zusammenhang zu bringen. Dazu kommt, dass bereits lange bekannt ist, dass Platymerie und Pilaster gewöhnlich in einem umgekehrten Verhältnis zueinander stehen, das heisst also, dass der Pilaster wächst bei abnehmender Platymerie. Auch dies würde in den von uns untersuchten Fällen zutreffen. Denn wir konnten konstatieren, dass die nicht platymeren Femora einen steilen Hals und einen typischen Pilaster zeigten und umgekehrt. Wir werden wohl die runde Form des Oberschenkels als eine indirekte Folge des geneigten Schenkelhalses aufzufassen haben. Was die Entstehung des Pilasters anbetrifft, so wird von einzelnen Autoren (z. B. Manouvrier) der Musculus quadriceps, von anderen — z. B. Bumüller — ausserdem noch der Musculus vastus internus dafür verantwortlich gemacht, und treffend vergleicht Manouvrier das Zusammenstossen der beiden Labien der Linea aspera femoris mit der Annäherung der Lineae temporales an die Mittellinie am Schädel der Anthropoiden.

Wenn H. Hirsch l. c. meint, dass die Querschnitte aus der Schaftmitte wenig charakteristische Unterschiede zeigen, dass die grosse Differenz, die bedingt ist durch das Hervorspringen der Linea aspera, von untergeordneter Bedeutung ist, so möchte ich ihm hierin entschieden widersprechen. Zunächst fand er bei seinen Untersuchungen an Europäern ein umgekehrtes Verhältnis von Neigungswinkel und Pilaster, als ich es feststellte. Denn er bringt die Kammform in Zusammenhang mit einem „stark geneigten“ Hals, während er die rundliche Gestaltung bei einem Femur mit grossem Collo-Diaphysenwinkel fand, wie aus seinen Photographien ersichtlich ist.

Wie haben wir uns nun diesen Widerspruch zu erklären?

Dass bei den Europäern ein derartiges Verhalten, wie Hirsch es beschreibt, vorkommt, ist sicher, und ich habe es selbst auch oft gesehen. Andererseits aber fand ich bei meinen Untersuchungen über das Europäerskelet auch Femora, die sich in ihrer Knochenkonfiguration so verhielten wie die Neanderthaler, und andere, die dem Homo Aurignacensis ähnelten. Daraus müssen wir schliessen, dass wir bei der Untersuchung der Europäer nicht von einem einseitigen Gesichtspunkt ausgehen dürfen, sondern stets im Auge behalten müssen, dass bei ihnen Rassenmischung und Vererbung neben der funktionellen Anpassung eine grosse Rolle spielen, und dass wir, um die einzelnen Erscheinungen zu analysieren, zurückgreifen müssen auf die uns bekannten Urtypen der Menschheit.

Zum Schluss danke ich meinem hochverehrten Chef und Lehrer Herrn Prof. Dr. Hermann Klaatsch vielmals für die Anregung und seinen gütigen Rat, den er mir auch bei dieser Arbeit hat zuteil werden lassen.


MBL/WHOI LIBRARY
WH 1BAT E